

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Lucie Wnuková

Expres ornamentů a celoživotní reprodukční úspěch samců vlaštovky obecné
(*Hirundo rustica*)

Ornament expression and lifetime reproductive success in male barn swallows
(*Hirundo rustica*)

Diplomová práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha, 2018

Prohlášení:

Prohlašuji, že diplomová práce „Exprese ornamentů a celoživotní reprodukční úspěch samců vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*)“ byla vypracována samostatně, pod vedením školitele. V práci jsou uvedeny všechny informační zdroje a literatura. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne

Lucie Wnuková

.....

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli, Tomášovi Albrechtovi, za vedení práce, korektury a pomoc se statistickým zpracováním dat. Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Romaně Michálkové za poskytnutí údajů o paternitách a celému našemu týmu vlaštovkářů za pomoc se sběrem dat v terénu. Poděkování také patří mé rodině a příteli za podporu při psaní této práce.

Obsah

ABSTRAKT	6
ABSTRACT	7
1. ÚVOD	8
1.1. SENESCENCE	8
1.2. ZMĚNY V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU V PRŮBĚHU ŽIVOTA	10
1.2.1. ROZDÍLY V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU SOUVISEJÍCÍ S VĚKEM	10
1.3. ZMĚNA EXPRESE ORNAMENTŮ V PRŮBĚHU ŽIVOTA	12
1.3.2. VĚK A DÉLKA OCASU	15
1.4. ATRAKTIVITA	15
1.4.1. ATRAKTIVITA A ORNAMENTY	17
1.4.2. ATRAKTIVITA A VĚK	17
1.4.3. MIMOPÁROVÉ PATERNITY (EPP) A POHLAVNÍ VÝBĚR	18
1.4.4. EPP A VĚK	19
1.4.5. VLIV EPP NA CELKOVOU FITNESS	21
1.5. LONGITUDINÁLNÍ VS PRŮŘEZOVÉ STUDIE	22
1.6. STUDOVANÝ DRUH	23
2. CÍLE PRÁCE	26
3. METODIKA	27
3.1. VÝZKUMNÉ LOKALITY	27
3.2. ODCHYTÝ	27
3.3. MORFOLOGICKÁ MĚŘENÍ	27
3.4. STANOVENÍ VĚKU	28
3.5. KONTROLA HNÍZD A STANOVENÍ REPRODUKČNÍHO ÚSPĚCHU	28
3.6. DATASET	29
3.7. SPEKTROMETRICKÁ ANALÝZA ZBARVENÍ	29
3.8. SELEKČNÍ GRADIENT	31
3.9. VARIABILITA V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU ZPŮSOBENÁ MIMOPÁROVÝMI PATERNITAMI	31
3.10. STATISTICKÁ ANALÝZA	33
4. VÝSLEDKY	34
4.2. ZMĚNA EXPRESE ORNAMENTŮ S VĚKEM	35
4.3. VLIV EXPRESE ORNAMENTŮ NA PŘEŽÍVÁNÍ	37
4.4. OPAKOVATELNOST MÍRY EXPRESE ORNAMENTŮ	38
4.5. VLIV FENOTYPU SAMCŮ A DÉLKY ŽIVOTA NA CELOŽIVOTNÍ REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH	40

4.5.1. ANALÝZA VŠECH HNÍZDĚNÍ ZA ŽIVOT	41
4.5.2. ANALÝZA PRVNÍHO HNÍZDĚNÍ	42
4.6. VLIV FENOTYPU SAMCŮ A DÉLKY ŽIVOTA NA POČET PÁROVÝCH A MIMOPÁROVÝCH MLÁĐAT	44
4.6.1. ANALÝZA VŠECH HNÍZDĚNÍ ZA ŽIVOT	44
4.6.2. ANALÝZA PRVNÍHO HNÍZDĚNÍ	45
4.7. VLIV EPP NA VARIABILITU V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU	46
5. DISKUZE	49
6. ZÁVĚR	54
7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	56

ABSTRAKT

Během života jedince dochází v jeho organismu ke změnám, které vedou ke zhoršení fenotypu, přežívání a reprodukce. Fenotypové znaky často zvyšují svou expresi s věkem jedince. Vysoká míra exprese fenotypových znaků v mladém věku může vést ke snížené pravděpodobnosti přežití do další sezóny, a tím může ovlivnit reprodukční úspěch jedince, proto se organismy potýkají s trade-off, kdy se rozhodují mezi alokací omezených zdrojů buď do reprodukce v podobě exprese extravagantních pohlavních ornamentů nebo do délky života. Pokud ornament funguje jako handicap bude jeho přehnaná velikost snižovat životaschopnost nekvalitních jedinců, čímž se ornament stává prediktorem kvality jeho nositele, a jeho velikost ukazuje na schopnost přežití do další sezóny. Pokud ornamenty či délka života způsobují rozdíly v reprodukčním úspěchu, jsou pod tlakem pohlavního výběru. Variabilitu v reprodukčním úspěchu, hlavně u monogamních druhů, může zvyšovat také alternativní reprodukční strategie, kterou je účast v mimopárových kopulacích. Tato strategie může zvyšovat příležitost k selekci daného znaku, který hraje roli při výběru mimopárového partnera. V této práci jsem testovala, jak se mění délka nejkrajnějších rýdovacích per a zbarvení břicha v průběhu života samců sociálně monogamní vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*). Dále jsem zjišťovala, jak jsou jedinci v expresi těchto znaků konzistentní během svého života, a zda míra jejich exprese ovlivňuje délku života. Následně jsem testovala vliv ornamentů a délky života na celoživotní reprodukční úspěch a jeho komponenty, které tvoří úspěch získaný díky párovým a mimopárovým paternitám, a nakonec zda mimopárové paternity ovlivňují příležitost pro selekci. Výsledky ukázaly, že délka rýdovacích per se v průběhu života zvyšuje, ale nemá vliv na přežívání jedince ani na jeho celoživotní reprodukční úspěch či jeho komponenty, i když v mnoha předešlých studiích byl nalezen opačný vztah. V naší populaci se projevil jedině vliv věku – déle žijící jedinci vyprodukovali za život více mláďat. Výsledky také ukázaly na malý příspěvek mimopárových paternit k variabilitě v reprodukčním úspěchu ve sledované populaci, největší podíl na této variabilitě měly párové paternity.

Klíčová slova: ornamentace, promiskuita, přežívání, stárnutí, selekční gradient

ABSTRACT

Within a lifetime of an individual, there are changes in the organism leading to an impairment of phenotype, survival and reproduction. The expression of phenotypic traits often increases with age. Higher expression of these traits in the young age can lead to decreased probability of survival till the next season, influencing reproductive success of an individual. That is why organisms are challenged with trade-offs, when they have to allocate their limited resources either into the reproduction in form of expression of extravagant sex ornaments or into the life span. If the ornament evolved as a handicap, its exaggerated size could reduce viability of low quality individuals. Therefore, the ornament becomes a predictor of quality of its bearer and its size indicates the ability to survive till the next season. Both sexual ornamentation and inter-individual variation in life span may result in differences in reproductive success (fitness) and targeted by sexual or natural selection. Variability in reproductive success, mainly in monogamous species, can be increased also by sexual promiscuity and extra-pair mating and extra-pair copulations. This strategy can increase the opportunity for selection of traits that play role in choosing of extra-pair mate. In this work, I focused on two potential sexual ornaments in male barn swallows (*Hirundo rustica*) the length of tail streamers and ventral melanin based colouration of belly feathers, and changes in their expression over the individual lifespan. Furthermore, I studied the repeatability in the expression of these ornaments during the life of an individual and whether ornament expression influences the probability of survival. Moreover, I analyzed effect of and life span on the lifetime reproductive success and its components (success gained by within-pair or extra-pair paternity). Finally, I evaluated the contribution of extra – pair paternity to the opportunity for selection. The results show that the tail length is increasing throughout the life but does not influence the survival rate of an individual, nor its reproductive success or its components, even though previous studies indicated the opposite. In our population of barn swallows, there was only a clear effect of effect of age on lifetime fitness - individuals with longer lifespan had more young. The results reveal only a moderate contribution of extra – pair paternity to the variability in reproductive success among males.

Key words: ageing, ornamentation, selection gradients, sexual promiscuity, survival

1. ÚVOD

S postupujícím věkem dochází v důsledku vnitřního opotřebení ke zhoršení kvality jednotlivých složek fitness, která představuje relativní genetický příspěvek jedince do další generace. Toto snížení kvality se odráží v poklesu reprodukčního úspěchu a zvýšené pravděpodobnosti úmrtí a obvykle vede tento stav také ke zhoršení fenotypu. Tento jev je znám pod pojmem stárnutí neboli senescence (Partridge a Barton, 1993; Ricklefs, 2008; Péron et al., 2010). Teoretické a empirické důkazy naznačují, že senescence je mezi obratlovci značně rozšířená (Péron et al., 2010) a obecně je chápána jako důsledek slabšího působení přirozeného výběru pro dobrý fyziologický stav jedinců pokročilého věku (Kirkwood, 2000; Péron et al., 2010).

Odlišní jedinci se mezi sebou různí v míře své fitness. V přirozených populacích se jako relativně dobrý ukazatel pro její odhad celoživotní reprodukční úspěch (LRS-lifetime reproduction success), který byl definován jako počet potomků, které jedinec vyprodukuje v průběhu svého života (McGraw a Caswell 1996; Brommer, Pietiäinen a Kolunen, 1998; Lebigre et al. 2012). Díky tomu může být délka života zdrojem rozdílů v celoživotním reprodukčním úspěchu (Merilä a Sheldon 2000; Krüger a Lindström, 2001; Murphy, 2007; Saino et al., 2012; Costanzo et al., 2017). Dalšími zdroji variability v LRS může být také rozdílná exprese některých fenotypových znaků, které hrají roli v pohlavním výběru. Z těchto důvodů LRS není mezi jedinci rozložena rovnoměrně, protože v populacích vyprodukuje většina jedinců malý počet potomků, a pouze malá část jedinců má vysoký celoživotní reprodukční úspěch (Krüger a Lindström, 2001; Murphy, 2007).

1.1. SENESCENCE

Vývoj stárnutí vysvětlují tři hlavní hypotézy. Za fyziologickým zhoršením pozorovaným v průběhu stárnutí může stát hromadění škodlivých mutací, jejichž účinky se projeví až později v životě (Mutation accumulation Theory, Gavrilov a Gavrilova, 2001), nebo klesající síla přirozeného výběru může s postupujícím věkem způsobit, že výběr upřednostní geny s výhodnými účinky v raném věku, ale se škodlivými účinky v pozdějším věku (Antagonistic pleiotrophy theory, Williams, 1957). Naproti tomu hypotéza optimalizace naznačuje, že stárnutí je způsobeno akumulací poškozených buněk a tkání v průběhu života, a že existuje trade-off v investici omezených zdrojů mezi údržbou těla a reprodukcí (Disposable soma theory, Kirkwood, 2000).

Právě teorie optimalizace je nejvíce přijímanou hypotézou stárnutí. Mezi procesy, u nichž se obecně předpokládá, že způsobují senescenci patří zejména akumulace oxidativního poškození. Volné radikály a další reaktivní druhy kyslíku a dusíku (RONS) představují jednu z hlavních příčin oxidačního poškození, které vede k poškození funkčnímu (Free-radical theory of aging, Harman, 2006; Monaghan et al., 2008). Vzhledem k tomu, že jedním z hlavních zdrojů RONS v organismu je produkce energie v mitochondriích, předpokládá se, že jedinci a druhy s rychlejším metabolismem budou mít vyšší míru oxidačního stresu, a nakonec také kratší život. Nicméně podle kumulujících se důkazů, změna kapacity antioxidantů nemá žádný vliv na délku života (Hekimi a Lapointe, 2011). Příčiny funkčního poškození tkáně jsou tedy patrně mnohem složitější, a kromě oxidačního poškození existuje mnoho dalších, včetně nestability jaderné a mitochondriální DNA, zkracování telomer, chyb v transkripci a translaci, poškození způsobené nerovnoměrným rozdělením zdrojů a imunosenescencí, které mohou souviset se stárnutím. Tyto zdroje buněčného poškození spolu často souvisí a mohou se navzájem ovlivňovat (Vleck et al., 2007; Ameer et al., 2011; López-Otín et al., 2013).

Podle obecně přijímaného modelu je schopnost vypořádání se se stárnutím utvářena faktory vnější mortality a následnou pravděpodobností přežití do pozdního věku (von Zglinicki, 2002; Cattani et al., 2008). Míra vnější mortality ovlivňuje poměr dospělých jedinců v populaci, kteří se dožijí stáří, a proto relativní síla selekce působí na genetické faktory, které ovlivňují míru senescence. Ve většině populací síla výběru působící na škodlivé účinky alel s věkem klesá z toho důvodu, že na živu zůstává méně jedinců, kteří tyto geny exprimují (Hamilton, 1966). Tudíž v populacích, ve kterých je vnější mortalita na nižší úrovni, se vyššího věku dožije více jedinců a přirozený výběr upřednostní vlastnosti, které oddalují senescenci (Ricklefs, 1998).

Důležitým modelovým systémem pro zkoumání mechanismů, které se podílejí na stárnutí se stali ptáci (Holmes, Flückiger a Austad, 2001; Holmes a Ottinger, 2003; Møller, de Lope a Saino, 2005; Møller, 2007), a to díky své výjimečné dlouhověkosti v porovnání se savci stejné velikosti (Holmes a Austad, 1995, b; Holmes, Flückiger a Austad, 2001; Jones et al., 2008; Bouwhuis et al., 2011). Vzhledem k jejich vysokým metabolickým hodnotám, tělesné teplotě a hladině glukózy v krvi, je pomalá senescence pozorována v této skupině nezvyklá (Holmes, Flückiger a Austad, 2001). Ačkoli byla senescence u ptáků poprvé navrhována již v sedmdesátých letech (Perrins a Moss-CZTACJA NA PAPIYRU, 1975; Dhondt, 1985), objektivní důkazy pro senescenci jedinců za použití longitudinálních studií jsou nadále poměrně vzácné (Nichols, Hines a Blums, 1997; Cam et al., 2002; Reid et al.,

2003; Catry et al., 2006; van de Pol a Verhulst, 2006; Brommer et al., 2007; Jones et al., 2014).

1.2. ZMĚNY V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU V PRŮBĚHU ŽIVOTA

Věkově specifický reprodukční úspěch byl pozorován u různých ptačích druhů (Nisbet, Winchell a Heise, 1984; Nol a Smith 1987; Perrins a McCleery 1985; Potti a Montalvo 1991; Forslund a Pärt, 1995). Obecně je uznáváno, že reprodukční schopnosti ptáků se zvyšují během několika prvních reprodukčních pokusů, ve středním věku reprodukce dosáhne plateau a v pokročilém věku reprodukční schopnosti často začínají klesat z důvodu reprodukční senescence (Forslund a Pärt 1995; Martin, 1995; Reid et al., 2003; Rattiste 2004; Bouwhuis et al., 2011). Například u krahujce obecného (*Accipiter nisus*), došlo ke zvýšení reprodukčního úspěchu, během prvních tří let života, ve středním věku (v průměru 5 let) reprodukce dosáhla svého vrcholu, a v posledních pěti až šesti letech reprodukční úspěch měřený jako průměrný počet vychovaných mláďat za rok klesl (Newton a Rothery, 1997). Podobný trend byl pozorován například i u vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) (Robertson a Rendell, 2001), kdy reprodukční výkon/úspěch rostl do věku čtyř let u samic a tří let u samců, a pak došlo k jeho poklesu, obdobně jako u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) (Møller a de Lope, 1999). U jiříčky modrolesklé (*Progne subis*) bylo pozorováno zvyšování počtu potomků do tří let, a potom se počet začínal snižovat (Tarof et al., 2012). Nicméně existují studie s protikladnými výsledky, kde s přibývajícím věkem dochází k vylepšení reprodukčních schopností (Kempnaers, Verheyen a Dhondt 1997; Nisbet et al., 2002).

1.2.1. ROZDÍLY V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU SOUVISEJÍCÍ S VĚKEM

Jak vysvětluje life-history teorie, přirozený výběr může ovlivňovat individuální rozdělení zdrojů během jednotlivých období rozmnožování, aby se maximalizoval celoživotní reprodukční úspěch, což má na svědomí vznik rozdílů v reprodukčním úspěchu souvisejících s věkem (Stearns, 1976; Stearns, 2000). Pro vysvětlení rozdílů v reprodukčním úspěchu souvisejících s věkem bylo navrženo několik mechanismů, kdy dochází buď k jeho zvýšení u mladých či starých jedinců (Forslund a Pärt, 1995; Pärt, 2001) anebo k jeho poklesu s postupujícím věkem z důvodu senescence (Komdeur, 1996a).

Příčiny vylepšení reprodukčního úspěchu u mladých jedinců popisuje tzv. „restraint“ hypotéza. Tato hypotéza říká, že ke zvýšení reprodukčního úspěchu může dojít díky zvýšení

optimální úrovně reprodukčního úsilí v důsledku změn ve vynaložených nákladech na reprodukci, anebo ve zbytkové reprodukční hodnotě (Williams, 1966; Pianka a Parker, 1975). Jelikož dostupné zdroje pro údržbu organismu a rozmnožování jsou omezeny vznikají trade-off, protože alokace takových zdrojů do jakékoliv aktivity či funkce nutně snižuje jejich dostupnost pro další aktivity nebo funkce organismu (Cody, 1966). Takže náklady na reprodukci mají podobu kompromisu mezi současným a budoucím rozmnožováním (Williams, 1966). Podle hypotézy o zbytkové reprodukční hodnotě, selekce by měla upřednostnit takové jedince, kteří investují do rozmnožování podle toho, jakou mají pravděpodobnost úspěchu anebo přežití v daném věku (Williams, 1966; Pianka a Parker 1975; Stearns, 1976).

K vylepšení reprodukčního úspěchu s věkem může dojít, pokud jsou starší jedinci efektivnější ve shánění potravy, v rozmnožování nebo mají partnera či teritorium vyšší kvality, tzv. „constraint“ hypotéza (Curio, 1983; Nol a Smith, 1987; Pärt, 2001). Tato hypotéza zahrnuje několik vysvětlení. Může dojít k postupnému objevení se kvalitních jedinců a vymizení těch nekvalitních (selection hypothesis, Curio, 1983). Spočívá to v tom, že zlepšení reprodukčního úspěchu s věkem, je důsledkem kvality rozmnožujících se jedinců, pokud vysoce kvalitní jedinci žijí déle a mají vyšší výkon než jedinci nižší kvality (Nol a Smith, 1987). Další součástí je nahromadění zkušeností s věkem, které spočívají v učení a/nebo v procvičování dovedností spojených se stavěním hnízd či jejich obranou a péčí o vejce a mláďata (Trivers, 1972; Weatherhead, 1995). Nicméně Komdeur (1996b) ve své experimentální studii ukázal, že získané zkušenosti nemusejí nutně souviset s věkem. U rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*) odhalil pouze význam zkušeností s rozmnožováním a helpingem na reprodukční úspěch. V dané studii byli jedinci stejného věku přemístěni do nového prostředí s teritorií vysoké kvality. Ukázalo se, že jedinci, kteří měli dané zkušenosti, byli schopni odchovat mláďata dříve než nezkušení jedinci. Individuální reprodukční úspěch se může také zvýšit díky vylepšení dovedností, které jsou podmíněné věkem, ale s reprodukcí souvisí nepřímo. Zde můžeme zahrnout schopnost získávání potravy, sebe údržbu, schopnost úniku před predátory či kompetici mezi jedinci (Lack, 1968; Orians, 1969; Perrins, 1970; Forslund a Pärt, 1995; del Val, Quesada a Senar, 2010).

Teorie optimalizace a antagonistické pleiotropie naznačuje výskyt trade-off mezi reprodukčními schopnostmi v raném a pozdním věku. Optimální reprodukční úsilí ve stáří závisí na souhře mezi rozmnožováním a přežitím. Teoreticky je možné jak snížení reprodukčního úsilí, aby došlo k maximalizaci zbývajících životnosti jedince, tak i jeho zvýšení, a to, pokud se vyhlídky na přežití ve stáří sníží (Reid et al., 2003). Konkrétně zvýšení

reprodukčního úsilí v raném období života by mělo být spojeno se zkrácením délky života a urychlenou senescencí s postupujícím věkem (Williams, 1957; Kirkwood a Rose, 1991). Investice omezených fyziologických zdrojů do reprodukce na úkor investice do somatické obnovy a délky života, i když pro jedince by mělo být výhodné žít co nejdéle, protože s délkou života by měla korelovat celková fitness (Gustafsson, 1986; Merilä a Sheldon, 2000), se očekává tam, kde dlouhověkost omezuje vnější mortalita způsobená predací, nemocí nebo změnami probíhajícími v životním prostředí (Williams, 1966; Kirkwood a Austad, 2000; Ricklefs, 2008).

Většina studií zabývajících se stárnutím předpokládá, že poklesy ve výkonnosti přicházející s věkem jsou postupné, ale teoretické a empirické studie ukázaly potenciál pro výskyt terminálních účinků, které mohou být buď negativní, kvůli smrtelnému onemocnění, kdy v posledním roce života dojde ke kolapsu organismu (Coulson a Fairweather, 2001; Rattiste, 2004), nebo pozitivní díky terminální investici do reprodukce (Pärt, Gustafsson a Moreno, 1992; Bonneaud et al., 2004; Jones et al., 2014). Hypotéza terminální investice předpokládá, že pokud jedinec vnímá, že jeho vyhlídky na přežití, a tudíž i na budoucí reprodukci, jsou ohroženy, tak by měl zvýšit své současné reprodukční úsilí, protože to bude pravděpodobně jeho poslední šance na rozmnožení (Clutton-Brock, 1984; Velando, Drummond a Torres, 2006). Přestože vyhlídky na reprodukci u starých samců nejsou příliš dobré, v nepředvídatelném prostředí může být obvykle dobrou strategií investovat do několika reprodukčních událostí, spíše než do jediné terminální události (Goodman, 1979; Monson et al., 2000). Starší samci obvykle omezují své současné reprodukční úsilí, pravděpodobně ve prospěch budoucí reprodukce. Nicméně když se vyskytne neočekávané zdravotní riziko a snižuje budoucí vyhlídky staršího samce, jeho celoživotní reprodukční úspěch může být lépe zúročen maximalizováním investice do jeho současného potomstva (Torres, Drummond a Velando, 2011).

1.3. ZMĚNA EXPRESE ORNAMENTŮ V PRŮBĚHU ŽIVOTA

Fenotypové znaky, jejichž míra exprese se mění s věkem, jsou závislé na kondici, mezi tyto znaky patří také ornamenty, které hrají roli v pohlavním výběru (Manning, 1985; Andersson 1994; Brooks a Kemp, 2001; Freeman-Galant et al., 2010). Exprese těchto znaků by měla být předmětem maximální optimalizace celoživotního reprodukčního úspěchu (Stearns, 1992). Pro samce je běžné, že je zdobí více pohlavních ornamentů (Møller a Pomiankowski, 1993), které se liší ve svém fenotypovém základu. Rozlišujeme znaky morfologické, u kterých je

důležitá jejich velikost, symetrie či tvar, a barevné znaky. Zbarvení může být založeno na pigmentech (karotenoidy a melaniny) či na strukturním zbarvení (Møller a Pomiankowski, 1993; Badyaev et al., 2001). U ptáků častým příkladem takových ornamentů je výrazné zbarvení peří a prodloužená ocasní pera. Ornamenty reprezentují life-history investice, jejichž exprese se liší nejen s tělesnou kondicí jedince a přístupem ke zdrojům, ale také s poměrem zdrojů investovaných do těchto ornamentů a do jiných alternativ v průběhu života (Hoglund a Sheldon et al., 1998; Badyaev a Qvarström, 2002; Badyaev a Duckworth, 2003; Muñez et al., 2008). Například v raném stádiu života, kdy je údržba těla relativně nenáročná, je pro jedince možné současně investovat do vícero vlastností. Nicméně jak dochází ke stárnutí a somatickému opotřebení, jsou trade-off mezi znaky stále zřetelnější (Williams, 1966; Pianka a Parker, 1975; Clutton-Brock, 1984; Velando, Drummond a Torres, 2006). Jelikož barevné a morfologické ornamenty jsou náročné na produkci a/nebo údržbu, odrážejí kvalitu svého držitele (Hill, 1991; Møller, 1991c), také odrážejí efekty senescence, následováním podobného modelu změn s věkem (Potti a Montalvo, 1991; Møller a de Lope, 1999; Alonso-Alvarez et al., 2006) nebo lineární pokles (Saino et al., 2003). Samci mohou také velikost svých ornamentů s věkem zvyšovat (Manning, 1985; Brooks a Kemp, 2001). Různé ornamenty mohou také být v odlišném vzájemném vztahu s věkem jako takovým (Kokko, 1997; 1998; Hegyi et al., 2007; Evans et al., 2010; Saino et al., 2013). V tomto případě exprese vícero ornamentů může podporovat spolehlivou pohlavní signalizaci kvality jedince napříč věkovými kategoriemi (Møller a Pomiankowski, 1993; Freeman-Galant et al., 2010). Věk je důležitým faktorem, který může změnit investici do pohlavních ornamentů, tím pádem komplikuje vztah mezi ornamentací a kondicí těla, a potencionálně z ornamentů činí nespolehlivé ukazatele kvality jedinců v některých věkových kategoriích (Kokko, 1997, 1998; Brooks a Kemp 2001; Proulx, Day a Rowe, 2002; Torres a Velando 2007; Evans et al., 2011; Lifjeld et al., 2011). Pro vysvětlení toho, jak se s věkem mění závislost ornamentů na kondici jedince byly navrženy dvě protikladné hypotézy. První z nich naznačuje, že mladší jedinci by měli signalizovat kondici těla méně spolehlivě než ti starší, protože mladí jedinci v dobré tělesné kondici maximalizují svou fitness spíše přežitím svých konkurentů, než lepší signalizací. Druhá hypotéza říká, že vztah mezi kondicí a ornamentací může klesat s věkem, a to, pokud staří jedinci ve špatné kondici terminálně investují do ornamentů, protože jejich potenciál pro budoucí reprodukční úspěch je nízký a je výhodné investovat zbývající zdroje do ornamentů na úkor budoucího přežití (Clutton-Brock, 1984) nebo pokud omezení zdrojů na expresi ornamentů klesne s věkem (Badyaev a Duckworth, 2003; Copeland a Fedorka, 2012).

1.3.1. VĚK A ZBARVENÍ

U zbarvení tělního pokryvu ptáků existují důkazy, že s věkem dochází ke snížení intenzity zbarvení nebo snížení výskytu barevných znaků (Weimerskirch, Lequette a Jouventin, 1989; Allaine a Lebreton, 1990; Potti a Montalvo, 1991), ačkoli jiné studie zjistily opačnou tendenci (Dale et al., 1999; Alonso et al., 2006). U některých druhů mladí samci, hlavně jednoletí, kteří se poprvé se rozmnožují, předtím, než získají typický svatební šat samců svého druhu v následující sezóně, mají vyvinuté převážně matné zbarvené peří, které je podobné zbarvení samic (delayed plumage maturation, Rohwer, Fretwell a Niles, 1980). Studie na strnadu obecném (*Emberiza citrinella*) (Sundberg a Larsson, 1994), špačkoví obecném (*Sturnus vulgaris*) (Komdeur et al., 2005), salašníku modrém (*Sialia sialis*) (Sieffermann et al., 2005), sýkoře modřince (*Parus caeruleus*) (Delhey a Kempenaers, 2006), vlaštovce stromové (*Tachycineta bicolor*) (Bitton a Dawson, 2008), zjistily, že jednoletí samci nebo samci, kteří se poprvé rozmnožovali měli menší podíl barevných znaků nebo jejich zbarvení bylo méně výrazné než zbarvení starších jedinců. Také v případě lejska černo hlavého (*Ficedula hypoleuca*) se zjistilo, že starší samci jsou výrazněji zbarvení, a obecně jejich zbarvení nabíralo na intenzitě mezi prvním a druhým rokem života (Sætre et al., 1994), nicméně studie prováděna na španělské populaci, zaznamenala pokles v intenzitě zbarvení po dosažení jejího vrcholu, kdy černé zbarvení začalo přecházet do hněda. Hnědnutí opeření může být tedy u této populace známkou senescence, která vede u zkušených jedinců ke zpožděnému rozmnožování oproti černě zbarveným jedincům (Potti a Montalvo, 1991). Nicméně tyto studie často rozlišují pouze mezi jednoletými a staršími samci, u kterých není znám přesný věk. Ve studiích kde byl znám přesný věk jedince bylo pozorováno snížení intenzity feomelaninového zbarvení hrdla samic vlaštovky obecné se zvyšujícím se věkem, podobná, nicméně nesignifikantní tendence se objevila i u samců (Galván a Møller, 2009), a u salašníka mexického, (*Sialia mexicana*) se intenzita zbarvení (modré zbarvení hlavy) u samců naopak s věkem zvyšovala (Budden a Dickinson, 2009). U snovače kaferského (*Euplectes orix*) bylo zdokumentováno zvýšení intenzity zbarvení opeření s věkem, nicméně po dosažení určitého věku (cca 4 roky) dochází ke zhoršení exprese tohoto znaku, takže velmi mladí a velmi staří samci vykazují méně výrazné zbarvení ve srovnání se samci v nejlepších letech (Edler a Friedl, 2012).

1.3.2. VĚK A DÉLKA OCASU

Značné rozdíly v délce ocasu jsou pravděpodobně částečně spojeny se zvýšením délky ornamentu s věkem. Bylo zjištěno, že jeho délka může signalizovat věk samce (Smith 1965). U samců vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) v evropské populaci, byla zkoumaná délka ocasu porovnáváním délky u konkrétních jedinců v po sobě jdoucích letech. Bylo odhaleno, že k nejvýraznější změně došlo mezi prvním a druhým rokem života, a to konkrétně, že délka ocasu v průměru vzrostla o 4,7 %. V dalších letech bylo zjištěno pouze malé a nesignifikantní zvýšení (Møller, 1991). Trend zvyšování délky ocasu v průběhu života byl potvrzen i dalšími studiemi, s tím, že maximální délky bylo dosaženo ve středním věku (Møller, 1991, Møller a de Lope, 1999; Balbotín et al., 2011). U tohoto druhu byl také prokázán pokles velikosti ornamentů u starých jedinců (Møller a de Lope, 1999).

Vzhledem k tomu, že délka ocasu je fenotypový znak, který je nákladný na údržbu, jak jedinci stárnou, a proto že samci získávají benefity ve fitness investováním do délky ocasu, tak by jeho exprese měla následovat model kompromisu alokace zdrojů mezi délkou ocasu a životností. Proto se očekává, že staří samci by měli alokovat relativně méně zdrojů do délky ocasu, když byli mladí v porovnání se samci, kteří se tohoto věku nedožili (Balbotín et al. 2011).

1.4. ATRAKTIVITA

Pokud některé z fenotypových znaků vedou k rozdílům v reprodukčním úspěchu, kdy jejich rozdílná exprese zvýhodňuje některé jedince oproti jiným stejného druhu a pohlaví, jsou tyto vlastnosti pod tlakem pohlavního výběru (Darwin, 1871; Andersson, 1994). Teorie pohlavního výběru naznačuje, že tyto (často přehnané) znaky se vyvinuly díky preferencím samic pro ornamentované samce (Darwin, 1871). Podle jedné hypotézy, preference samic měly zpočátku funkční charakter, jelikož ornamentální znaky primárně zlepšovaly přežívání jejich držitelů, ale sekundárně může být jejich funkce pouze estetická. Došlo ke koevoluci znaků samců a preferencí samic pro dané znaky. Takzvaný „runaway“ model pohlavního výběru následně znak zveličoval, až do té doby, než byl jeho další vývoj zastaven přirozeným výběrem, který zvýšil mortalitu držitelů daného znaku (Fisher, 1930). Nicméně podle teorie handicapu (Zahavi, 1975), je pohlavní výběr efektivní pouze díky preferenci znaků, které snižují životaschopnost jeho majitelů. Nápadné ozdoby si mohou dovolit pouze samci v dobré

kondici, tudíž ornamenty slouží jako čestné ukazatele kvality jedince (Zahavi, 1975; Grafen, 1990). Tento mechanismus nabírá na síle, pokud nápadné ornamenty jsou více škodlivé pro jedince nízké kvality, než pro jedince vysoké kvality (Zahavi, 1977).

Pohlavní znaky předávají samicím informaci buď o přímých výhodách, které může samec samici poskytnout (jako je například kvalita teritoria, potrava, péče o potomky), a tím zvýšit její fitness (přežívání nebo plodnost) (Reynolds a Gross, 1992). Anebo tyto znaky poukazují na nepřímé genetické výhody, které zvyšují fitness potomků. Rozeznávají se dva typy genetických výhod, kdy volba samce s daným znakem vede k produkci potomků s genotypy, které zvyšují jejich životaschopnost (tzv. „good genes“ nebo „viability genes“) a/nebo k produkci synů s genotypy, které je činí více atraktivní pro samice („Fisherian traits“) (Kirkpatrick a Ryan, 1991; Andersson, 1994). Empirické studie ukázaly, že samice si vybírají partnery na základě nepřímých výhod (Saino et al., 1997; Møller a Alatalo, 1999, Jennions, Møllera a Petrie, 2001). Je typické, že různé ornamentální znaky samců jsou exprimovány najednou a samicím jsou prezentovány současně (Møller a Pomiankowski, 1993; Iwasa a Pomiankowski, 1994). Důležité je, že populace stejného druhu se mohou lišit v síle výběru jednotlivých ornamentů, a to může být mechanismus, který způsobuje rozdíly mezi populacemi, a nakonec může vést ke speciaci (Møller a Cuervo, 1998; Panhuis et al., 2001, Van Doorn, Edelaar a Weissing, 2009).

Existuje mnoho studií pohlavního výběru u polygynních druhů, zřejmě proto, že u těchto druhů je variace v úspěšnosti v páření samců obzvláště velká (Kirkpatrick, 1987). Méně studií se zabývalo tím, proč jsou pohlavní ornamenty také běžné u sociálně monogamních druhů. Monogamie je na první pohled v rozporu s obrazem pohlavního výběru, protože obě pohlaví by měla mít srovnatelné rozdíly v reprodukčním úspěchu. Byly navrženy dva mechanismy, díky kterým může pohlavní výběr operovat i u monogamních systémů. Za prvé, samci s více extravagantními sekundárními pohlavními znaky, mohou mít výhodu v rozmnožování, protože se spárovali s více kvalitními samicemi (např. samicemi s vyšší plodností) (Darwin, 1871; Burley, 1986; Kirkpatrick, Price a Arnold, 1990). Za druhé, tito samci mohou dosáhnout vyššího reprodukčního úspěchu díky kompetici spermií, protože mají sklon plodit potomky skrze mimopárové kopulace na úkor samců s méně vyvinutými sekundárními pohlavními ornamenty (Birkhead, 1987).

1.4.1. ATRAKTIVITA A ORNAMENTY

Efekt velikosti samčího ocasu na volbu samice byl poprvé demonstrován experimentální manipulací délky ocasu u polygynní vidy kohoutí (*Euplectes progne*). U samců, kterým byly ocase prodlouženy, byl zaznamenán vyšší reprodukční úspěch oproti samcům, kterým byly ocase zkráceny a kontrolním samcům (Andersson, 1982). Podobného výsledku bylo dosaženo u sociálně monogamní vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) (Møller, 1988). Samice preferují samce s více vyvinutými ocase i u dalších druhů (Barnard, 1990; Evans a Hatchwell, 1992; Regosin a Pruett-Jones, 2001).

V případě zbarvení opeření, samice dávají přednost samcům, jejichž zbarvení je zářivější (Johnson, 1988; Hill 1990; Hill et al., 1999; Sætre, 1994), anebo jejich barevné ornamenty jsou větší (Jensen et al., 2004). U jasně zbarvených jedinců se totiž očekává, že jejich zdravotní stav bude lepší, než v případě nevýrazně zbarvených ptáků (Hamilton a Zuk, 1982). Například u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) výrazně zbarvení samci se během hnízdní sezóny začínají dříve rozmnožovat v porovnání s nevýrazně zbarvenými samci, pravděpodobně jim to přináší výhodu ve fitness, protože u těchto samců byl zaznamenán vyšší reprodukční úspěch než u samců, kteří začali s rozmnožováním později (Sætre et al., 1994).

1.4.2. ATRAKTIVITA A VĚK

V kontextu pohlavního výběru je také důležitá korelace pohlavně selektovaných znaků s věkem, jelikož jsou tyto znaky typicky vyvinutější u starších jedinců (Andersson, 1994). Pokud se samice preferují pářit se staršími jedinci, může to být z toho důvodu, že pokročilý věk signalizuje schopnost přežití jeho držitele, tj. vysokou genotypovou kvalitu pro životaschopnost, a tak jejich mláďata zdědí tyto dobré geny pro životaschopnost, čímž samice mohou zvýšit svůj reprodukční úspěch (Trivers, 1972; Manning, 1985; 1989; Kokko, 1997; Bonduriansky et al., 2008) nebo proto, že starší samci jsou v lepší fyzické kondici, a tím jsou schopni poskytnout lepší zdroje (Marchetti a Price, 1989). Dále exprese signálu může odrážet vlastnost, která se zlepšuje, jak jedinec nabývá zkušenosti, anebo může dojít k tomu, že signalizace je u starších samců prostě spolehlivější (Trivers, 1972; Manning, 1985; Hansen a Price, 1995; Proulx et al., 2002). Věk se tedy stává ukazatelem kvality samce a samice mohou použít expresi ornamentů jako vodítko k nalezení staršího samce (Enström, 1993; Kokko, 1998; Brooks a Kemp, 2001; Proulx, 2002). Tato hypotéza je konkrétním příkladem

obecnějšího modelu dobrých genů, anebo signalizačním mechanismem pro vybíravé chování samic (Andersson, 1994). Vybíravé samice by proto měly preferovat staré samce.

Pokud samice preferují za své partnery starší samce, dochází ke vzniku rozdílů v reprodukčním úspěchu, které jsou způsobeny rozdílnou délkou života samců. V tomto případě může existovat selekce na délku života, kdy déle žijící jedinci mají vyšší celoživotní reprodukční úspěch. V dlouhodobé studii prováděné na káni lesní (*Buteo buteo*) bylo demonstrováno, že reprodukční úspěch souvisel s délkou období, kdy se byl jedinec schopen rozmnožovat a s počtem jeho rozmnožovacích pokusů. Tento vztah byl značně vychýlený, kdy značnou část potomků zplodilo pouze 17 % dospělých jedinců (Kruger a Lindström 2001). U krátce žijících druhů se tento vztah podařilo zdokumentovat u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), u které počet rozmnožovacích událostí a následně počet vyprodukovaných potomků (párových, ale i mimopárových), se výrazně zvyšoval s počtem hnízdních sezón, které jedinec zažil (Saino et al., 2012; Costanzo et al., 2017).

1.4.3. MIMOPÁROVÉ PATERNITY (EPP) A POHLAVNÍ VÝBĚR

U mnoha sociálně monogamních druhů, u kterých se vyskytuje mimopárové páření, tak kromě rozdílů ve fitness samců ovlivněných párovou paternitou (WPP-within pair paternity) jedna složka fitness samců zahrnuje reprodukční úspěch získaný pomocí mimopárové paternity (EPP-extrapair paternity) a může být významným zdrojem rozdílů v reprodukčním úspěchu samců, na které může působit pohlavní výběr (Webster et al., 1995; Whittingham a Dunn, 2005; Webster et al., 2007; Lebigre, 2012). Předpokládá se, že výskyt EPP zvyšuje rozdíly v reprodukčním úspěchu samců, protože úspěch v plození mimopárových potomků není doprovázen úměrným snížením počtu párových potomků (Webster et al., 1995, Sheldon a Ellegren, 1999; Vedder et al., 2011). Nicméně v závislosti na kovarianci mezi WPP a EPP, může EPP snížit nebo zvýšit rozdíly v reprodukčním úspěchu samců. Z toho důvodu, kompetice o otcovství prostřednictvím EPP se stává potencionálním měřítkem atraktivity jedince a může přispět k vývoji epigamních znaků samce (Møller a Ninni, 1998). Od samců, kteří mají vysoký mimopárový reprodukční úspěch (EPRS) se očekává, že budou relativně vysoké genetické a/nebo fenotypové kvality, a tak budou mít vysoký reprodukční úspěch i v rámci páru jehož jsou součástí (WPRS) (Webster et al., 1995), čímž dochází ke zvýšení celkového rozptylu ve fitness samců nad rámec fitness vyplývající ze sociální monogamie (Møller a Birkhead, 1994; Webster et al., 1995). Mimopárový reprodukční úspěch by mohl dále zvýšit fitness samců, kteří nemají sociální partnerku, a změnit reprodukční úspěch

sociálně spárovaných samců, což by mohlo změnit sílu pohlavního výběru (Shuster, 2009). EPP by mohlo vysvětlit proč sociálně monogamní druhy často vykazují pohlavní dimorfismus podobný tomu, který je pozorován u polygynních druhů, u kterých se vyskytují zjevné rozdíly v párovacím a reprodukčním úspěchu (Owens a Hartley, 1998; Webster et al., 2007; Albrecht et al., 2009). Příležitost pro selekci znaků podporujících samčí WPRS byla pozorována větší u jednoletých samců, zatímco příležitost pro selekci znaků podporujících EPRS samců vzrůstá s věkem (Lebigre, 2013). Nicméně teoretické studie uvádějí, že pokud je EPP negativně asociováno s párovou paternitou (WPP), tak může dojít ke snížení významu role EPP v pohlavním výběru (Webster et al., 1995).

1.4.4. EPP A VĚK

Příležitost a/nebo schopnost zplodit mimopárová mláďata se zvyšuje s věkem, a proto dochází ke zvýšení podílu rozptylu v EPRS k celkovému rozptylu v reprodukčním úspěchu závislejícím na věku. Tam kde byl znám věk mimopárových partnerů, bez ohledu na věk sociálního partnera, mimopárový samec byl starý a výrazně ornamentovaný jedinec (Mitrus et al., 2014). Studium paternity u některých pěvců ukázalo, že starší samci mají mnohem vyšší úspěch při získávání mimopárového otcovství oproti mladým samcům (Kempnaers, Verheyen a Dhondt, 1997; Delhey et al., 2003; Geslin et al., 2004; Poesel et al., 2006). U sýkory uhelníčka (*Periparus ater*) bylo zjištěno, že počet mimopárových mláďat vzrůstá mezi staršími samci, kteří byli také starší než sociální partneři samic (Schmoll et al., 2007). Slabší efekt věku na EPP byl nalezen u jiříčky modrolesklé (*Progne subis*) kde počet mimopárových mláďat vzrůstal od prvního do druhého roku života, a zůstal poměrně konstantní mezi staršími samci. Nicméně nejstarší samci v této populaci plodili mimopárová mláďata poměrně často, i když pouze 12 % samců známého věku se dožilo čtyř let, tito samci zplodili přibližně 30 % mimopárových mláďat v hnízdech jednoletých samců a 23 % mláďat v hnízdech starších samců (Tarof et al., 2012). U samic sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) bylo dokonce pozorováno aktivní vyhledávání starších samců jako mimopárových partnerů (Kempnaers, Verheyen a Dhondt, 1997). Úspěch starších samců u pěvců v získávání EPP je schopen generovat změny v reprodukčním úspěchu založené na věku. Mladší samci mohou být méně schopní odpuzovat vetřelce nebo samice mohou odhadnout věk samce na základě behaviorálních znaků, a tak snižují možnost spáření se s nimi (Kokko, 1998). Obecné výsledky naznačují, že samice produkují mimopárová mláďata jako odpověď na věkově nebo kondičně závislé signály nebo na popud kondice nebo kvality samce (Moreno et al., 2010;

Evans, Gustafsson a Sheldon, 2011; Adamson, 2013). Nicméně, ačkoli starší samci jsou úspěšnější v plození mimopárových mláďat, nemusí to nutně znamenat, že mají menší pravděpodobnost výskytu cizích mláďat ve svém hnízdě (Cleasby a Nakagawa, 2012).

Starší samci mohou překonat ztrátu otcovství ve vlastním hnízdě získáním více mimopárových potomků, takže celkový reprodukční úspěch bude vyšší u starších samců než u jednoletých (Nemeth et al., 2012). Tento výsledek je konzistentní s dalšími studiemi, které ukázaly vyšší reprodukční schopnosti u starších samců (Kempenaers, Verheyen a Dhondt, 1997; Bouwman et al., 2007; Schmoll et al., 2007). Ve studii prováděné na střízlíku zahradním, samice spárované s jednoletými samci pravděpodobněji produkovaly mimopárová mláďata než ty, které byly spárované s dvou až tříletými samci, ale samice měly největší pravděpodobnost produkce mimopárových mláďat, když byly spárovány s nejstaršími samci (Bowers et al., 2015). Zatímco zkušení samci mohou nést geny, díky kterým mají zvýšenou pravděpodobnost přežití oproti jednoletým samcům, nejstarší samci mohou trpět snížením kvality (redukce motility a konkurenceschopnosti) nebo kvantity spermií, což potenciálně způsobuje zvýšenou produkci mimopárových mláďat samicemi spárovanými s nejstaršími samci (Radwan, 2003; Møller et al., 2009; Velando et al., 2011; Bowers et al., 2015).

Zdá se, že důležitým určujícím faktorem jak pro WPP, tak pro EPP je věk samce. Různé studie ukázaly, že starší samci jsou úspěšnější než mladší, buď proto, že mají vyšší WPP, nebo proto, že mají vyšší pravděpodobnost získání EPP, nebo obojí (Griffith, Owens a Thuman, 2002). Některé studie uvádějí, že mimopároví partneři jsou starší než sociální partneři samičky (Schmoll et al., 2007; Hsu et al., 2015). Avšak druhy s krátkým životním cyklem nemusejí toto splňovat, jelikož většina jedinců se páří pouze jeden nebo dva roky. Takže live-fast-die-young life history může urychlit tempo senescence tím, že selekce působí ve směru zvýšeného výskytu mimopárových mláďat mezi mláďaty stárnoucích samců (Bowers et al., 2015). Společně s nejstaršími samci mají zvýšený výskyt mimopárových mláďat také nezkušení jednoletí samci (Hsu et al., 2015; Bowers et al., 2015). Teorie naznačuje, že u relativně krátce žijících druhů si samice mohly vyvinout preferenci pro středně staré samce (Beck et al., 2002; Bowers et al., 2015).

1.4.5. VLIV EPP NA CELKOVOU FITNESS

Věkově specifické rozdíly v individuálním reprodukčním úspěchu a přežívání jsou základem kolísání celoživotního reprodukčního úspěchu a fenotypových a evolučních dynamik ve věkově strukturovaných populacích (Lande, 1982; Coulson a Tuljapurkar, 2008). Mnoho terénních studií se pokoušelo testovat hypotézu, že EPP u sociálně monogamních druhů zvyšuje rozptyl ve fitness samce (Webster et al., 1995; Whittingham a Lifjeld 1995; Freeman-Gallant et al., 2005; Albrecht et al., 2007). Nicméně většina těchto studií měřila roční reprodukční úspěch (ARS, annual reproductive success) spíše než celoživotní reprodukční úspěch (LRS, lifetime reproductive success), i když vztah mezi ARS a celkovým příspěvkem jedince do další generace je nejasný (Lebrige et al., 2012). Pouze pár studií kvantifikovalo vliv EPP na odchylku v LRS samců (Webster et al., 2007; Lebigre et al., 2012, 2013). Důležitým krokem pro určení příspěvku EPP na celkový reprodukční úspěch je kvantifikování a porovnání odchylek ve zdánlivé (sociální) a realizované (genetické) fitness, které jsou způsobeny odchylkami ve WPRS a EPRS a jejich vzájemným vztahem (Webster et al., 1995; Freeman-Gallant et al., 2005; Whittingham a Dunn, 2005).

Například, u strnádce zpěvného, (*Melospiza melodia*), se účinek EPP na odchylku ve věkově specifickém reprodukčním úspěchu na celkový rozptyl LRS mění s věkem. Rozptyl ve zdánlivém (sociálním) reprodukčním úspěchu byl větší, než rozptyl v realizovaném (genetickém) reprodukčním úspěchu ve věku jednoho roku a devíti let, ale byl menší ve věku od 2 do 8 let, což pravděpodobně odráží na věku závislé odchylky v distribuci zisku a ztrát otcovství. Proto, ačkoli EPP zvyšuje celkový rozptyl v LRS samce pouze o cca 10 %, EPP mění odchylky v na věku závislém reprodukčním úspěchu o 4-251 %, a tudíž přetváří věkově závislou distribuci fitness samce (Lebigre et al., 2013). ARS může nesprávně předvídat fitness, pokud jsou mezi jednotlivými obdobími trade-off mezi komponenty fitness, což může mít za následek zavádějící závěry ohledně vlivu EPP na odchylky v celkové fitness. U strnadců zpěvných odchylky ve zdánlivé LRS byly podstatné a větší než odchylky v ARS. Stejně jako u ARS byla však změna v realizovaném LRS jen nepatrně větší než odchylka ve zdánlivém LRS (11-27 %). Tento výsledek je v podstatě shodný s další studií, která kvantifikovala kolísání v samčím zdánlivém a realizovaném LRS u sociálně monogamního druhu modropláštěníka modrofialového (*Malurus splendens*) (Webster et al., 2007). Účinek EPP na odchylku ve fitness samce může být proto větší, když je integrován do délky života každého jedince než v jednotlivých obdobích páření (Lebigre et al., 2012).

1.5. LONGITUDINÁLNÍ VS PRŮŘEZOVÉ STUDIE

Stárnutí je dobře zdokumentováno u lidí a modelových organismů v laboratorních podmínkách (Rose, 1991; Ricklefs, 2008) a do poměrně nedávné doby se myslelo, že u volně žijících živočichů k senescenci nedochází, a to z toho důvodu, že většina jedinců zemře dřív, než stihne zestárnout. Je pravděpodobné, že studie, které nezaznamenaly výskyt senescence byly příliš krátké na to, aby zaregistrovaly její nástup (Péron et al., 2010).

Pro studium senescence jedinců ve volně žijících populacích stejně tak jako pro studium celoživotního reprodukčního úspěchu jsou vyžadovány dlouhodobé studie, které berou v úvahu konkrétního jedince, a změny kterým podléhá v průběhu času, na rozdíl od průřezových studií, které neberou v potaz konkrétního jedince a změny, které se ho týkají, dochází ke zobecnění na úroveň populace v určitém časovém bodě (Siefferman et al. 2005). Kromě dlouhodobých datasetů je pro studium senescence stejně důležité, aby zvířata žila v izolovaných populacích s nízkým stupněm vnější mortality. Také je potřeba, aby jedinci byli opakovaně pozorováni, a to od jejich narození až po jejich smrt (Nussey et al., 2008). Tento přístup poskytuje příležitost ke sledování změn ve fitness, a zda jsou tyto změny věkově závislé nezávislé nebo obojí (Hammers et al., 2012).

Problémem průřezových studií je, že v jejich důsledku dochází k vymizení fenotypu, což vede k silnému zkreslení výkladu změn souvisejících s věkem. Fenotypové vlastnosti se mohou měnit v důsledku změn probíhajících na úrovni jedince (fenotypová plasticita) a změn odehrávajících se mezi jedinci v populaci, protože selekce může upřednostnit některé jedince před ostatními (van de Pol a Verhulst, 2006). Typickým příkladem takového vymizení fenotypu je, že jedinci nižší kvality (např. takoví, kteří se začali rozmnožovat později během hnízdní sezóny a měli menší snůšky) jsou selekcí dříve odstraněni z populace (van de Pol a Verhulst, 2006). Jedinci v populaci se liší ve svých schopnostech získávání a využívání zdrojů, a tím se liší i jejich optimální rozdělení life-history (van Noordwijk a de Jong, 1986). Problémy s odhalováním změn, ke kterým dochází s postupujícím věkem jedince nastávají, pokud existuje kovariance mezi kvalitou a věkem jedince a/nebo jeho dlouhověkostí (Reid et al., 2003; van de Pol a Verhulst, 2006). Výsledná fenotypová heterogenita může maskovat nebo zhoršit individuální rozdělování zdrojů, a to, pokud jsou tyto trendy v celé populaci zprůměrovány (Vaupel a Yashin, 1985; McDonald, Fitzpatrick a Woolfenden, 1996; Cam a Monnat, 2000) a efekty selektivního vymizení či objevení se fenotypu mají za následek rozdíly v průměrné kvalitě jedinců v různých věkových kategoriích (Bérubé et al., 1999; Weladji et al., 2006). Vysoce kvalitní jedinci budou mít vyšší reprodukční výkon za celou

délku svého života a vyšší pravděpodobnost přežití, než je průměr pro celou populaci (Bérubé et al., 1999; Beuplet et al., 2006). Rozdíly v kvalitě mezi jedinci v populacích obratlovců jsou běžné, a na úrovni populace by to mělo přinést zvýšení průměrného reprodukčního výkonu ve vyšších věkových kategoriích, což může maskovat senescenci na úrovni jedince (Vaupel a Yashin, 1985a, b; Nol a Smith, 1987; Forslund a Pärt 1995; Nichols et al., 1997; Service, 2000; Cam et al., 2002; van de Pol A Verhulst, 2006).

1.6. STUDOVANÝ DRUH

Vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*) z čeledi vlaštovkovitých (*Hirundinidae*) je malý pěvec, který v dospělosti váží přibližně 20 g. Živí se hmyzem, který loví za letu ve vzduchu. K tomuto způsobu lovu má velmi dobře přizpůsobený, krátký a široký zobák, dále vidličnatý ocas usnadňující manévrování, a dlouhá úzká křídla (Møller, 1991b). Na dorzální straně těla má peří charakteristické kovově lesklé černo-modré zbarvení. Ventrální zbarvení může přecházet od bílé barvy po rezavou. Na čele a hrdle se nachází typické, tmavě rezavé melaninové skvrny (McGraw et al., 2004), o kterých se dříve myslelo, že jsou karotenoidového původu (Saino et al., 1999). Vlaštovka je migrující, avšak vykazuje vysokou fidelitu, takže se každý rok vrací na místo svého prvního hnízdění (Saino et al. 2011, 2012). Jako první se na hnízdišti objevují samci, a jejich doba přiletu je více variabilní než doba přiletu samic (Møller et al., 2003). Na území ČR se vlaštovky objevují na přelomu března a dubna (Svensson, Mullarney a Zetterström, 2016). Samci si vytváří teritorium o ploše několika metrů čtverečních, které obklopuje existující hnízdo, nebo místo kde bude hnízdo postaveno, čehož se účastní obě pohlavní. Následně samec láká samičku do svého teritoria/hnízda ke kopulacím pomocí namlouvacích rituálů, během kterých předvádí své ornamenty (Møller, 1988). Na přelomu září a října se vlaštovky vracejí na svá zimoviště v subsaharské Africe (Svensson, Mullarney a Zeetterström, 2016).

Párovací systém odpovídá sociální monogamii, a i když samec svou partnerku během její fertilní fáze intenzivně hlídá, dochází k mimopárovým kopulacím. Výskyt mimopárových mlád'at je poměrně vysoký. Takto zplozených potomků může být 18 % až 33 % z jejich celkového počtu (Møller a Tegelström, 1997; Saino et al., 1997; Möller et al., 2003). Mimopárová paternita má pak vliv na celkový reprodukční úspěch a tím i fitness jedince (Møller, 1988).

Pohlavní dimorfismus u vlaštovek je nenápadný, s výjimkou vnějších rýdovacích per ocasu (Møller, 1991fluctuating). Rozdíl v délce rýdovacích per mezi pohlavími je cca 20 % a

to ve prospěch samců. Tento znak je také u samců mnohem variabilnější než u samic (Møller, 1988, 1991). Bylo zjištěno, že délka ocasu se zvyšuje s věkem (Balbotín et al., 2011, Møller, 1991b; Møller et al., 2003) a v pokročilém věku dochází ke snížení exprese tohoto znaku z důvodu senescence (Møller a de Lope, 1999). Pro vysvětlení vzniku tohoto znaku byly navrženy dvě hypotézy. První se týká pohlavního výběru, kdy ocas funguje jako spolehlivý ukazatel životaschopnosti a kvality jedince (Møller, 1994, Møller a de Lope, 1994). Druhá hypotéza říká, že prodloužená pera mají vliv na vylepšení letových schopností jedince (Evans a Thomas, 1997). Korelační i experimentální důkazy naznačují, že dlouhá rýdovací pera u evropského poddruhu (*Hirundo rustica rustica*) jsou pod tlakem pohlavního výběru (Møller, 1988, 1994; Møller a Tegelström, 1997; Saino et al., 1997; Costanzo et al., 2017), a samci s extrémní délkou ocasu jsou mezi samicemi preferovanější. Samci s poměrně dlouhými vnějšími rýdovacími pery mají větší pravděpodobnost získání partnerky, a také jim to zabere méně času. Tito samci dříve zplodí mláďata, získají samice vyšší fenotypové kvality, mají větší snůšky a více mláďat během hnízdní sezóny, a získají partnerky, které více investují do rodičovských povinností (Møller, 1988; Møller, 1994). Kromě pozitivní korelace mezi přirozeně dlouhými rýdovacími pery a párovou paternitou, byla také nalezena pozitivní korelace mezi délkou ocasu a mimopárovou paternitou (Møller a Tegelström, 1997; Saino et al., 1997). Mimopárová paternita může výrazně zvyšovat rozdíly ve fertilizačním úspěchu samce, a tím také poskytovat příležitost k pohlavnímu výběru (Kleven et al., 2006). Zatím není známo, jak se specificky mění fertilizační úspěch samců, ale dlouhodobé studie naznačují, že samci zvyšují své reprodukční schopnosti během prvních tří období páření a pak v posledních letech svého života vykazují postupný reprodukční pokles (Møller a de Lope, 1999; Balbontín et al., 2007).

Nicméně u většiny mimoevropských populací poddruhu *Hirundo rustica erythrogaster*, který společně s evropským poddruhem patří k nejčastěji studovaným, experimentální manipulace rýdovacích per nepotvrdily vztah mezi jejich délkou a reprodukčním úspěchem. Například u kanadské populace prodloužení rýdovacích per způsobilo, že samci ztratili více paternit, než tomu bylo u samců se zkrácenými ocasey. Byl také zjištěn negativní vztah mezi původní délkou ocasu a ztrátou otcovství, kdy reprodukční úspěch koreloval s původní délkou rýdovacích per (Smith et al., 1991), takže se zdá, že v tomto případě délka ocasu nepatří ke znakům, kterým samice dávají přednost při výběru partnera. Vyšší reprodukční úspěch u samců s přirozeně dlouhými pery může být způsoben tím, že samci jsou starší a zkušenější (Smith et al., 1991). U severoamerické populace byl nalezen pozitivní vztah mezi délkou a reprodukčním úspěchem, avšak délka ocasu byla

signifikantním prediktorem reprodukčního úspěchu pouze u starších jedinců (Lifjeld et al., 2011). Jiné studie prováděny na území Spojených Států nenalezly žádné reprodukční výhody pro dlouhoocasé samce (Safran a McGraw, 2004; Neumann et al., 2007) až na studii Kleven et al. (2006), kde byla zjištěna asociace mezi délkou rydovacích per a mimopárovým reprodukčním úspěchem. Naopak u nearktického poddruhu, znakem ukazujícím kvalitu jedince se ukázalo být rezavé zbarvení ventrální strany těla, kdy tmavší jedinci mají vyšší reprodukční úspěch (Safran et al., 2016). Tento znak u daného poddruhu souvisí také s reprodukčními schopnostmi, které předpovídají úroveň mimopárové paternity (Safran a McGraw, 2004; Safran et al., 2005) a také párovací úspěch u daného poddruhu (Ninni, 2003). Tento znak je mnohem výraznější, a to zejména ve své velikosti a tmavším odstínem, než u evropských populací (Galván a Moller, 2009; Lifjeld et al., 2011; Safran a McGraw, 2004; Saino et al., 2013) a u samců je mnohem intenzivnější než u samic (Safran a McGraw, 2004). Také bylo zjištěno, že melaninové zbarvení hrudníku a hrdla se stává intenzivnějším s věkem jedince (Lifjeld et al., 2011). U evropské populace byly zaznamenány rozdíly v intenzitě zbarvení mezi pohlavími (Saino et al., 2013), a také, že jedinci exprimují do peří více melaninu s postupujícím věkem (Galván a Moller, 2009). Nicméně novější studie nearktického poddruhu neprokázala korelaci mezi zbarvením a reprodukčním úspěchem. Naopak bylo zjištěno, že silným prediktorem fertilizačního úspěchu, stejně jako u délky ocasu, je věk samce, protože starší samci v porovnání s jednoletými během sezóny začali dříve s rozmnožováním, měli větší pravděpodobnost založení druhé snůšky, byli lepší v získávání otcovství, jak párového, tak i mimopárového. Tyto efekty věku byly u jednotlivých samců zřetelné i v průběhu let (Lifjeld et al., 2011). Tato zjištění ukazují, že pohlavní výběr u vlaštovky obecné nenásleduje jednoznačný vzor, a že existují rozdíly nejen mezi poddruhy, ale i v rámci poddruhu se mezi populacemi mohou kritéria výběru partnera samicí lišit.

2. CÍLE PRÁCE

- Určit, zda dochází ke změně míry exprese sekundárních pohlavních ornamentů s věkem (délka rýdovacích per, jas zbarvení břicha), a zda má tato exprese v první rozmnožovací sezóně jedince vliv na jeho přežívání.
- Stanovit opakovatelnost relativní míry exprese ornamentů
- Zjistit, zda sekundární pohlavní ornamenty mají vliv na celoživotní reprodukční úspěch (pohlavní výběr) studované populace vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*).
- Zjistit, vliv délky života na celoživotní reprodukční úspěch.
- Stanovit příspěvek mimopárových paternit na variabilitu v reprodukčním úspěchu samce v námi sledované populaci.

3. METODIKA

3.1. VÝZKUMNÉ LOKALITY

Terénní práce probíhaly v oblasti jižních Čech, v okolí Třeboně, na třech izolovaných lokalitách: Lužnice (49°3'25.288"N, 14°46'10.82"E), Lomnice nad Lužnicí-Šaloun (49°4'7.762"N, 14°42'36.521"E) a Třeboň-Břilice (49°20.145"N, 14°7'39.846"E), okres Jindřichův Hradec, Česká Republika. Na všech lokalitách se nacházejí zemědělské stavby, ve kterých vlaštovky hnízdí, a které umožňují odchycení hnízdících jedinců. Díky izolaci těchto lokalit a fidelitě vlaštovek bylo možné dlouhodobé sledování konkrétních jedinců a identifikovat rodiče mláďat.

3.2. ODCHYTY

Odchyty vlaštovek byly prováděny v letech 2011-2015 během celé hnízdní sezóny, tzn. od dubna do srpna, v několika odchytových akcích, které především probíhaly během prvního hnízdění, menší část z nich pak během druhého. Dospělí jedinci byli chytáni do nárazových sítí, které byly rozmístěné před hlavními vchody hospodářských objektů, popřípadě po jejich obvodech či uvnitř objektu v blízkosti hnízda. Všichni jedinci byli označeni hliníkovým kroužkem s identifikačním kódem Národního muzea v Praze. Kromě hliníkových kroužků, byl navíc každý jedinec označen unikátní kombinací barevných kroužků k pozdější identifikaci sociálních partnerů a rodičů na konkrétních hnízdech. V průběhu hnízdní sezóny byla odchycena většina jedinců. Po vyndání ze sítě byla obě pohlaví umístěná do papírových sáčků a přenesená do provizorní terénní laboratoře v blízkosti odchytové lokality, kde byli morfometricky změřeni. Dále bylo jedincům odebráno několik per (minimálně 10) z ventrálních částí těla pro pozdější analýzu barevnosti pomocí spektrometru. Byla jim také odebrána krev, pro následnou analýzu rodičovství.

3.3. MORFOLOGICKÁ MĚŘENÍ

Nejdříve bylo určeno pohlaví jedinců a následně byla provedená morfometrická měření. Hmotnost jedince byla stanovena pomocí digitální váhy (Pesola, MS500, 0-500 g, d = 0,1 g). Pomocí digitálního posuvného měřítka (o rozsahu 0-150 mm, rozlišení 0,01 cm, chyba $\pm 0,03$ mm) byla změřena délka tarsu a morfologické údaje hlavy. Pro změření délky rýdovacích per bylo použito pravítko se zarážkou, s přesností na 0,1 cm, aby byla přesně určena báze

každého z per, následně byl zhodnocen jejich stav (poškozená/nepoškozená). Stejným pravítkem byla určena délka křídla. Po dokončení měření byli ptáci předáni k fotografování. Fotografie byly pořízeny fotoaparátem značky Nikon D40 na pozadí šedé tabulky Kodak s přiloženým měřítkem s milimetrovou přesností, a barevnou škálou. Fotily se čelní a hrdelní skvrny a skvrny na ocase. Fotky byly pořizovány tak, aby později bylo možno změřit plochu daných skvrn. Dále se jedincům odebralo několik per (minimálně 10) z hrdla, hrudníku a z oblasti břicha po pozdější analýzu barevnosti pomocí spektrometru. Peří bylo uloženo do uzavíratelných igelitových pytlíků a uskladněno na suchém a tmavém místě.

3.4. STANOVENÍ VĚKU

Vlaštovka obecná vykazuje vysokou fidelitu, což znamená, že jedinec, který se rozmnožoval na konkrétní farmě, se jen velmi zřídka přesouvá na jinou farmu, aby se tam rozmnožoval v následujících letech (Saino et al 2011, 2012). Naopak rodná filopatrie je velmi nízká, a většina potomků se přesune rozmnožovat do jiné kolonie, která se nachází v různých vzdálenostech od té původní (Balbontín et al. 2009). Vzhledem k tomu, že dospělci normálně tráví noc v budovách, kde se rozmnožují, mohou být efektivně odchyceni. V důsledku opakovaných odchytů po celou rozmnožovací sezónu, není odchycen extrémně malý počet dospělců. Díky extrémně vysoké fidelitě a vysoké efektivitě odchytů, jedinci, kteří byli chyceni v kterémkoli roce mezi lety 2011-2015 a nebyli chyceni jako dospělci v předešlém roce (jedinci nebyli označeni kroužkem) byli klasifikováni jako jednoletí jedinci ve své první hnízdní sezóně, což umožňuje přesně odhadnout jejich věk v následujících letech. Tito jedinci pravděpodobně imigrovali z kolonií mimo naše studované oblasti. U jedinců, kteří byli okroužkováni jako mláďata v námi studovaných koloniích, došlo k určení věku přímo. Tato metoda byla verifikována i v dalších populacích a využita i v několika předchozích studiích zabývajících se relativně izolovanými populacemi vlaštovky obecné (Møller, 1994; Saino et al., 1999, 2011, 2012; Costanzo et al., 2017).

3.5. KONTROLA HNÍZD A STANOVENÍ REPRODUKČNÍHO ÚSPĚCHU

Kromě odchytů probíhaly na námi studovaných lokalitách pravidelné kontroly hnízd v průběhu celé reprodukční sezóny, které poskytly informace o průběhu hnízdění jedinců, jako je začátek hnízdění, počet hnízdění, velikost snůšky a počet vylíhlých mláďat. Po vylíhnutí, byla mláďata opatrně vybírána z hnízda a přemístěna do plastových krabiček, které byly

určeny k přenosu. Kromě morfologických měření a okroužkování jim byla ve věku devíti dnů odebrána krev z žíly na krku, popřípadě z křídla pro pozdější analýzu paternity. Po skončení všech úkonů, byla mláďata vrácena zpět do hnízda. Po dobu, kdy docházelo k manipulaci s ptáčky, byla prázdná hnízda zakrytá, aby nebylo hnízdo dospělými ptáky vnímáno jako prázdné či predované. Pro účely této diplomové práce byl určen celoživotní zdánlivý reprodukční úspěch a celoživotní realizovaný reprodukční úspěch samce pro 94 jedinců. Zdánlivý reprodukční úspěch byl stanoven počtem všech mláďat v hnízdě sociálního páru, kdy sociální rodiče byli odpozorováni díky barevným kroužkům za pomoci dalekohledu či fotoaparátu během pravidelných návštěv kvůli krmení mláďat. Realizovaný reprodukční úspěch byl určen počtem genetických mláďat, včetně mimopárových mláďat, zplozených daným sociálním samcem a samicí, která nebyla jeho partnerkou. Paternita byla určena díky genetickým analýzám vzorků krve mláďat a dospělců.

3.6. DATASET

V rámci práce bylo sledováno celkově 613 samců v populaci a 506 hnízd. Z těchto samců pak bylo vybráno 94, u kterých byla největší pravděpodobnost, že máme informace o celoživotním reprodukčním úspěchu a také kompletní údaje o sledovaných fenotypových znacích. Informace o celkovém počtu samců byly využity ke stanovení úspěchu v mimopárových paternitách 94 samců v letech 2011-2015. Z těchto jedinců se 33 % narodilo v námi sledované populaci, zbylí jedinci byli nově hnízdicí, pravděpodobně mladí samci.

3.7. SPEKTROMETRICKÁ ANALÝZA ZBARVENÍ

Odebrané peří bylo uloženo na sebe navzájem na bílém podkladovém papíru, a to tak aby se dosáhlo vytvoření vrstvy, která odpovídala skutečnému uspořádání peří u ptáků. Peří bylo ukládáno pomocí pinzety, aby nedošlo k znečištění vzorku a přilepeno k podkladu lepící páskou v oblasti brku pera. Z každé z uvedených oblastí těla jsme použili alespoň 10 peříček.

Protože ptáci vnímají jiné spektrum barev než lidé díky tetrachromatickému vidění, je potřeba, aby byly jejich barevné ornamenty posuzovány tomu odpovídajícím způsobem (Bennet et al., 1994), a proto jsou jejich barevné ornamenty měřeny spektrometrem, který zachycuje vlnové délky i v rozsahu ultrafialového spektra (Andersson a Prager, 2006). Vzorky byly měřeny pomocí reflexního spektrometru Avantes AvaSpec 2048, jako zdroj světla byl použit AvaLight-XE. Snímací hlava spektrometru byla upravena pomocí adaptéru vlastní

výroby, který udržoval stálou vzdálenost 3,5 mm mezi snímací hlavou a měřeným vzorkem. Každý vzorek byl měřen třikrát v distální části pera pod úhlem 90 stupňů za standardizovaných světelných podmínek. Spektrometr byl pravidelně kalibrován před každým měřením za použití standardní bílé barvy s maximální odrazivosti a tmavé barvy s minimální odrazivosti. Ze tří měření každého vzorku byl vypočítán průměr odrazivosti v jednotlivých intervalech vlnových délek. Z vypočítaných průměrů byl vytvořen barevný model HSB, který se skládá z odstínu barvy (H, hue), sytosti (S, saturation) a jasu (B, brightness) (Anderssona Prager 2006). Jednotlivé hodnoty byly vypočteny pomocí následujících vzorců (Endler 1990, Andersson a Prager 2006):

$$H = \arctan \left[\frac{(B_y - B_b)/B_t}{(B_r - B_g)/B_t} \right]$$

$$S = \sqrt{(B_r - B_g)^2 + (B_y - B_b)^2}$$

$$B = \sum_{\lambda 320}^{\lambda 700} R_i / n_w$$

Kde:

Bt ... celkový jas (v rozsahu 320-700 nm)

Bb ... jas v rozsahu modrého světla (400-475 nm)

Bg... jas v rozsahu zeleného světla (475-550 nm)

By ... jas v rozsahu žlutého světla (550-625 nm)

Br ... jas v rozsahu červeného světla (625-700 nm)

Ri... odrazivost v dané vlnové délce

nw ... počet intervalů vlnové délky použitých k výpočtu celkového jasu

V práci byly použity hodnoty jasů pro zbarvení břicha. Tato hodnota charakterizuje intenzitu zbarvení, kdy nižší hodnoty jasů představují sytější zbarvení břicha.

3.8. SELEKČNÍ GRADIENT

V průběhu života dochází ke změně míry exprese fenotypových znaků. Abychom získali průměrný odhad exprese určitého znaku pro určitého jedince byl vypočítán rozdíl mezi fenotypovou hodnotou (v případě ocasu byla použita hodnota delšího pera) daného znaku zjištěnou pro daného jedince ve věku (t) a průměrnou fenotypovou hodnotou tohoto znaku zjištěnou u všech jedinců v populaci v dané věkové kategorii. Fenotypová hodnota, která se vztahovala k danému jedinci pro daný znak se následně vypočítala jako průměr všech odchylek daného znaku u konkrétního jedince v průběhu celého jeho života. Z těchto průměrů byly následně vypočítány percentily, jejichž hodnoty byly využity k analýzám selekce.

Pro výpočet selekčních gradientů byla použita relativní skutečná (realisovaná) a zdánlivá fitness, ve smyslu celkového počtu genetických či sociálních potomků. Tyto relativní hodnoty byly vyjádřeny jako poměr ($rLRS_{real}$, $rLRS_{app}$) mezi celkovým počtem potomků zplozených daným samcem (či celkovým počtem mládřat nalezených v jeho hnízdě v případě zdánlivé fitness) a průměrným počtem mládřat všech samců v našem vzorku ($n = 94$). Stejný proces byl aplikován i v případě párových ($rLRS_{wpo}$) a mimopárových ($rLRS_{epo}$) mládřat (Shuster a Wade, 2003; Costanzo et al., 2017). Všechny proměnné byly standardizovány pomocí funkce `scale()` v programu R 3.4.4. (R Core Team, 2018) na průměr = 0 a variance = 1 (z-scores).

3.9. VARIABILITA V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU ZPŮSOBENÁ MIMOPÁROVÝMI PATERNITAMI

Pro výpočet příspěvku mimopárových mládřat na příležitost pro pohlavní výběr byly nejdříve vypočítány variance (Var) skutečného reprodukčního úspěchu (odpovídá počtu mládřat, která samec skutečně zplodil, takže ho tvoří součet párových a mimopárových mládřat, LRS_{real}) a zdánlivého reprodukčního úspěchu (odpovídá počtu mládřat v sociálním hnízdě, LRS_{app}) samce byl použit vzorec:

$$Var = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \mu)^2$$

n ... počet pozorování

x ... hodnota reprodukčního úspěchu/fitness jedince

μ ... průměrná hodnota reprodukčního úspěchu/fitness všech jedinců

Následně byly vypočítány střední standardizované variance skutečného a zdánlivého reprodukčního úspěchu samce, které odpovídají maximální příležitosti k selekci (I):

$$I = \frac{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \mu)^2}{\mu^2}$$

(I) odpovídá rozptylu v relativním reprodukčním úspěchu (Arnold a Wade, 1984; Lebigre et al. 2012). Pro odhad relativního příspěvku EPP k reprodukčnímu úspěchu samce byl použit poměr mezi standardizovanou variancí skutečného reprodukčního úspěchu (I (LRS_{real})) a standardizovanou variancí zdánlivého reprodukčního úspěchu (I (LRS_{app})) (Webster et al., 1995; Freeman-Gallant et al., 2005; Whittingham and Dunn 2005).

Pro výpočet standardizované variance, kterou lze přičíst párovému (W) a mimopárovému (E) reprodukčnímu úspěchu, kde (T) je celkový reprodukční úspěch samce, který udává počet mláďat vyprodukovaných za určité období, byl použit vzorec (Webster et al., 1995):

$$\text{var}(T) = \text{var}(W) + \text{var}(E) + 2\text{cov}(W, E)$$

T ... celkový reprodukční úspěch

W ... párový reprodukční úspěch

E ... mimopárový reprodukční úspěch

3.10. STATISTICKÁ ANALÝZA

Vyhodnocení statistických dat bylo provedeno v programu R.3.4.4. (R Core Team, 2018). Byly použity lineární mixované modely (LMM-linear mixed model) předpokládající normální rozložení dat a zobecněné lineární modely (GLM-generalized linear model) pro binomické rozložení dat. Pro všechny analýzy byly za signifikantní považovány hodnoty s hladinou významnosti $\alpha < 0.05$.

Každá analýza byla vždy započata použitím plného modelu („full model“). Plný model, nebo také maximální model, zahrnoval všechny faktory, jejich interakce a polynomy druhého řádu k detekci nelineární závislosti. Po nastavení plného modelu došlo k jeho zjednodušování (Crawley, 2013). Zjednodušení spočívalo v provedení postupného delečního testu („step-wise deletion test“) za pomoci funkce drop1. Díky této funkci byly odstraněny nesignifikantní proměnné. Takto bylo postupováno až do vytvoření minimálního adekvátního modelu („minimal adequate model“). Minimální adekvátní model obsahoval pouze průkazné proměnné, eventuálně byl výsledný model nulovým modelem. Byla také provedená grafická kontrola vlastností modelu pomocí funkce plot.

Pomocí Shapiro-Wilkova testu byla kontrolována normalita rozložení jednotlivých proměnných. V případě nesplnění podmínek byla data logaritmována.

Při určování míry opakovatelnosti fenotypových znaků byly jejich hodnoty určeny jako percentily, které nám říkají, jak se umístil daný jedinec, co se týče exprese jeho fenotypových znaků oproti ostatním jedincům v populaci. Jelikož délka ocasu obsahovala dvě hodnoty, při určování percentilu, byla použita hodnota delšího rýdovacího pera, jas břicha obsahoval pouze jednu hodnotu. Jedince jsem rozdělila do věkových kategorií, a pro každou kategorii byla vypočítaná průměrná hodnota daného znaku, která byla následně odečtena od hodnoty znaku daného jedince v dané věkové kategorii. Ze vzniklých odchylek byly pro každou věkovou skupinu vypočítány percentily. Opakovatelnost byla testována pomocí balíčku rptR (Stoffel et al., 2017).

4. VÝSLEDKY

Mezi lety 2011-2015 z celé populace jedinců jsme získali kompletní údaje o sledovaných fenotypových znacích a celoživotním reprodukčním úspěchu pro 94 samců. Celkem 5 jedinců bylo odchyceno ve třech po sobě jdoucích sezonách, 22 jedinců ve dvou sezonách. Celkově jsem tedy pracovala se 121 pozorováními. Seznam použitých proměnných a základní údaje jsou zobrazeny v tabulce (Tab.1.). Z celkového počtu 698 mlád'at, 54 mlád'at bylo zplozeno díky mimopárovým kopulacím (8 %). V hnízdech 27 (29 %) samců bylo přítomno alespoň jedno mimopárové mládě.

Tab.1.: Popisná statistika použitých proměnných

Proměnná	Průměr	SE ¹	Min	Max	N
Věk	1,264	0,528	1	3	121
Délka ocasních per	112,5mm	0,905m	94mm	141mm	121
Zbarvení břicha	55,57	0,942	30,15	79,96	121
WPY²	5,681	0,203	1	22	94
1WPY	3,904	0,156	0	14	94
EPY v hnízdě³	0,909	0,102	0	7	94
EPY v hnízdě⁴	0,797	0,082	0	5	94
EPY samce⁵	0,446	0,092	0	7	94
EPY samce⁶	0,431	0,085	0	6	94
Skutečná fitness⁷	6,463	0,236	1	30	94
Skutečná fitness⁸	4,463	0,181	0	20	94
Zdánlivá fitness⁹	7,116	0,234	1	23	94
Zdánlivá fitness¹⁰	4,947	0,180	0	19	94
Hnízdění¹¹	1,809	0,112	1	5	94
Přežití¹²	0,234	0,044	0	1	94
Délka ocasních per¹⁴	110,8mm	0,948mm	94mm	138mm	94
Zbarvení břicha¹⁵	56,28	1,088	30,15	79,96	94

¹ Směrodatná chyba (standard error)

² Počet párových mlád'at v hnízdě, všechna hnízdění za život samce

³ Počet párových mlád'at v hnízdě za život samce, první hnízdění

- ⁴ Počet cizích mlád'at v hnízdě, všechna hnízdění za život samce
- ⁵ Počet cizích mlád'at v hnízdě za život samce, první hnízdění
- ⁶ Počet mimopárových mlád'at samce, všechna hnízdění za život samce
- ⁷ Počet mimopárových mlád'at samce za život, první hnízdění
- ⁸ Počet genetických mlád'at samce, všechna hnízdění za život samce
- ⁹ Počet genetických mlád'at samce za život, prvním hnízdění
- ¹⁰ Počet sociálních mlád'at v hnízdě samce, všechna hnízdění za život samce
- ¹¹ Počet sociálních mlád'at v hnízdě za život samce, první hnízdění
- ¹² Počet hnízdění za život samce
- ¹³ Pravděpodobnost přežití do další sezóny u jednoletých samců
- ¹⁴ Délka ocasu jednoletých samců
- ¹⁵ Zbarvení břicha jednoletých samců

4.2. ZMĚNA EXPRESE ORNAMENTŮ S VĚKEM

Pro zjištění změny exprese ornamentu s věkem byl použit lineární mixovaný model za využití balíčku nlme. Model zahrnoval 121 pozorování na 94 samců, kde délka ocasu či zbarvení byla závislá proměnná a věk samců vysvětlující proměnná. V modelu byl zahrnut ještě polynomický efekt věku, aby bylo možno otestovat, zda se exprese ornamentu s věkem mění lineárně či ne (Tab.2.). Následně byla testována vhodnost modelů porovnáním pomocí χ^2 testu, kde byla zjištěna vhodnost polynomického modelu ($\Delta df = 1$; $\chi^2 = 8,33$; $p = 0,003$). Vztah mezi délkou rýdovacích per a věkem jednotlivých samců byl vysoce signifikantní, čím je samec starší tím má delší ocasní pera. Navíc signifikantní efekt polynomického členu indikuje, že k hlavnímu přírůstku v délce ocasu dochází mezi prvním a druhým rokem života, a mezi druhým a třetím se tento přírůstek zmenšuje (Obr.1.).

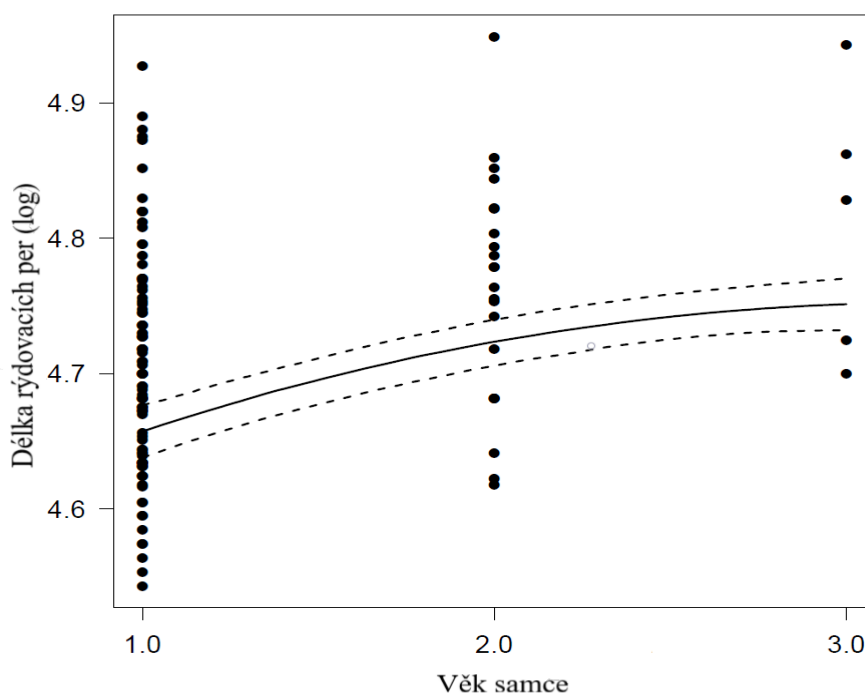
Analýza změn zbarvení břicha s věkem nenalezla průkazný vztah mezi mírou exprese ornamentu a věkem v lineárním modelu (hodnota = $-2,366 \pm 1,613$ (SE); $\Delta df = 26$; $t = -1,467$; $p = 0,154$), ani v polynomickém modelu (Tab.3.) což vede k závěru, že exprese zbarvení břicha v naší populaci je na věku nezávislá.

Tab.2.: Vztah mezi délkou ocasu a věkem v polynomicím modelu. Věk1 testuje lineární závislost, Věk2 je polynom 2 řádu. Hodnoty délky ocasu jsou kvůli nenormálnímu rozložení logaritmicky upraveny.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	df	t	p
Intercept	4,718	0,009	93	555,625	0,000
Věk1	0,274	0,022	25	12,718	0,000
Věk2	-0,057	0,018	25	-3,099	0,003

Tab.3.: Vztah mezi jasem břicha a věkem v polynomicím modelu. Jas1 testuje lineární závislost, Jas2 je polynom 2 řádu.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	df	t	p
Intercept	55,647	1,022	93	54,447	0,000
Jas1	-13,7	9,380	25	-1,461	0,157
Jas2	0,568	8,634	25	0,066	0,948



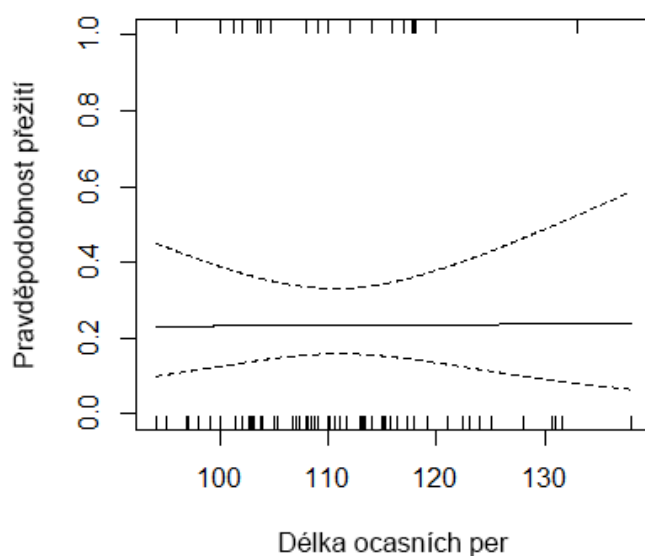
Obr.1.: Změna velikosti rýdovacích per s věkem. Přerušovaná čára indikuje 95 % konfidenční interval.

4.3. VLIV EXPRESE ORNAMENTŮ NA PŘEŽÍVÁNÍ

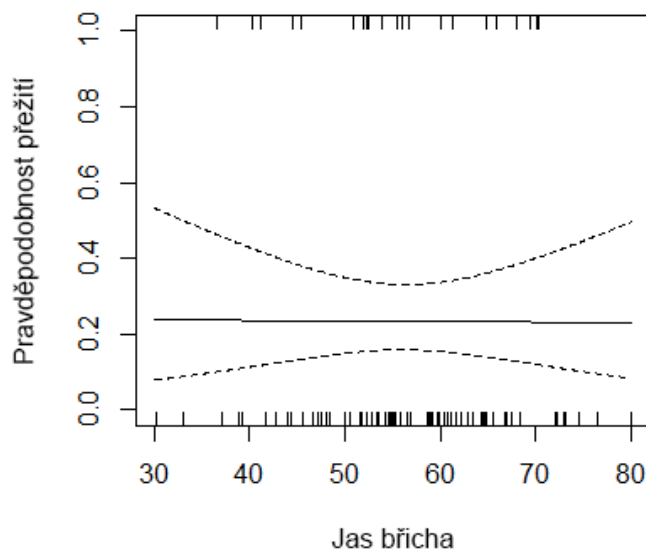
Pro tuto analýzu byli použiti jednoletí samci. Pro testování vlivu míry exprese sekundárních pohlavních znaků na pravděpodobnost přežití samce do další sezóny byl použit generalizovaný lineární model (GLM) s binomickým rozdělením. Ve studovaném vzorku populace nebyl nalezen statisticky významný vztah mezi mírou exprese testovaných ornamentů a schopností dožít se dalšího roku (Tab.4.). Výsledek naznačuje, že míra exprese ornamentů zde pravděpodobně nemá vliv na schopnost přežití samce do další sezóny (Obr.2. a Obr.3.). Druhého roku života se v našem vzorku jedinců dožilo 23 % samců, a tří let už jen 5 % samců z celkového počtu.

Tab.4.: Vliv míry exprese ornamentů na přežívání

Proměnná	Estimate	SE	z	Pr (> z)
Délka ocasu	0,001	0,026	0,035	0,972
Jas	-0,001	0,023	-0,035	0,972



Obr.2.: Vliv míry exprese ocasních per (mm) na pravděpodobnost přežití do další sezóny. Přerušovaná čára indikuje 95 % konfidenční interval.



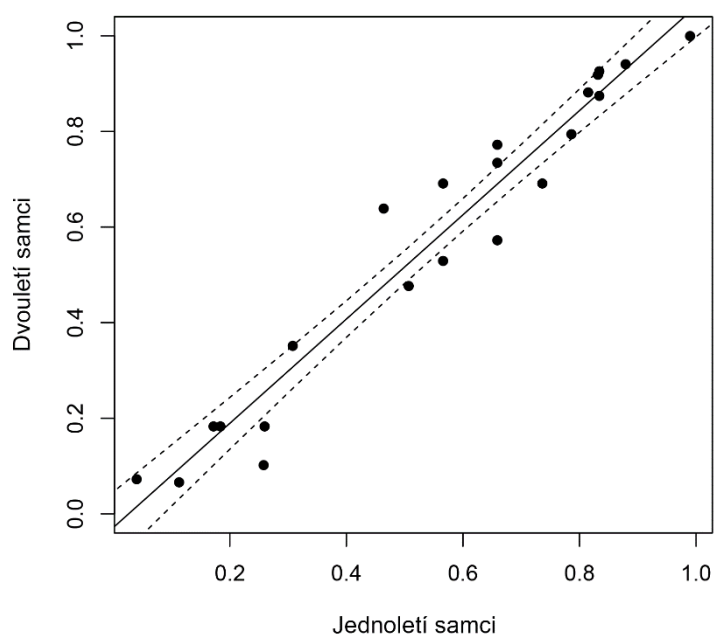
Obr.3.: Vliv míry exprese zbarvení břicha na pravděpodobnost přežití do další sezóny

4.4. OPAKOVATELNOST MÍRY EXPRESE ORNAMENTŮ

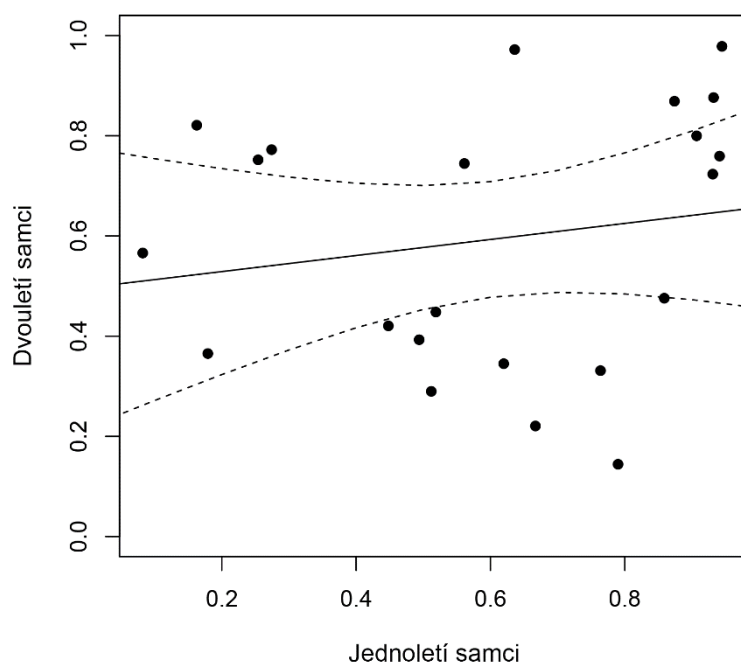
Z celkového počtu pozorovaných samců pouze 22 samců bylo pozorováno více než jednou, právě tito jedinci byli zahrnuti do analýzy. Pro analýzu konzistentnosti exprese ornamentů byly použity percentily, které byly vypočítány z naměřených hodnot (viz kapitola Metodika). V případě délky ocasu byla opakovatelnost vysoce signifikantní ($r = 0,961$; $p < 0.001$) (Obr.4.), opakovatelnost zbarvení břicha byla lehce nad hranicí významnosti ($r = 0,292$; $p = 0,064$) (Obr.5.). Výsledky analýzy opakovatelnosti jsou zahrnuty v Tab.5. V případě délky rýdovacích per rýdovacích per byli jedinci vysoce konzistentní v expresi znaku v různém věku.

Tab.5: Výsledky analýzy opakovatelnosti ornamentů

Proměnná	r	SE	95 % CI	P
Délka ocasu	0,961	0,018	0,916-0984	<0,001
Jas	0,292	0,177	0-0,617	0,064



Obr.4.: Korelace mezi délkou ocasu v prvním a druhém roce života samců. Délka ocasu je převedená na percentily v rámci věkové skupiny. Přerušovaná čára indikuje 95 % konfidenční interval.



Obr.5.: Korelace mezi jasnem zbarvení břicha v prvním a druhém roce života samců. Jas břicha je převeden na percentily v rámci věkové skupiny. Přerušovaná čára indikuje 95 % konfidenční interval.

4.5. VLIV FENOTYPU SAMCŮ A DÉLKY ŽIVOTA NA CELOŽIVOTNÍ REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH

Do analýzy bylo zahrnuto 94 samců, kteří ve studovaném období ukončili svůj životní cyklus. Pro analýzu celoživotního reprodukčního úspěchu byla zahrnuta data, která obsahovala údaje o všech hnížděních samců během sezóny, a data zahrnující údaje pouze pro první hníždění daného samce v daném kalendářním roce. K analýze byl použit lineární model, a polynomický model 2. řádu. Ve všech hnížděních v průběhu života skutečný (genetický) reprodukční úspěch samce byl v průměru $6,51 \pm 0,5$ (SE), v rozmezí 1-30 mlád'at, a zdánlivý reprodukční úspěch byl v průměru $7,16 \pm 0,49$ (SE), v rozmezí 0-19 mlád'at. Během prvního hníždění samci zplodili v průměru $4,5 \pm 0,36$ (SE) genetických mlád'at, jejich počet se pohyboval v rozmezí 0-20 mlád'at. Zdánlivý reprodukční úspěch v prvním hníždění byl v průměru $4,97 \pm 0,35$ (SE), rozmezí 0-19 mlád'at. V námi studované populaci jsme určili genetické otcovství u 97 % mlád'at.

4.5.1. ANALÝZA VŠECH HNÍZDĚNÍ ZA ŽIVOT

V analýze, která zahrnovala všechna hnízdění samců z každé sezóny byla prokázána silná a vysoce signifikantní selekce na délku života pro realizovaný celoživotní reprodukční úspěch ($rLRS_{real}$), kdy délka života vysvětlovala až 60 % variability v počtu genetických mládřat ($r^2 = 0,604$; $p < 0,001$) (Obr.6.). Efekt délky rýdovacích per či jasu zbarvení břicha na skutečný reprodukční úspěch v plném modelu nebyl prokázán (Tab.6.). Simplifikace modelu také neprokázala efekt délky rýdovacích per na skutečný reprodukční úspěch, došlo k vytvoření minimálního adekvátního modelu, který obsahoval pouze délku života ($F = 137,42$; $\Delta df = 1$; $p < 0,001$; sklon = $0,773 \pm 0,066$ (SE)).

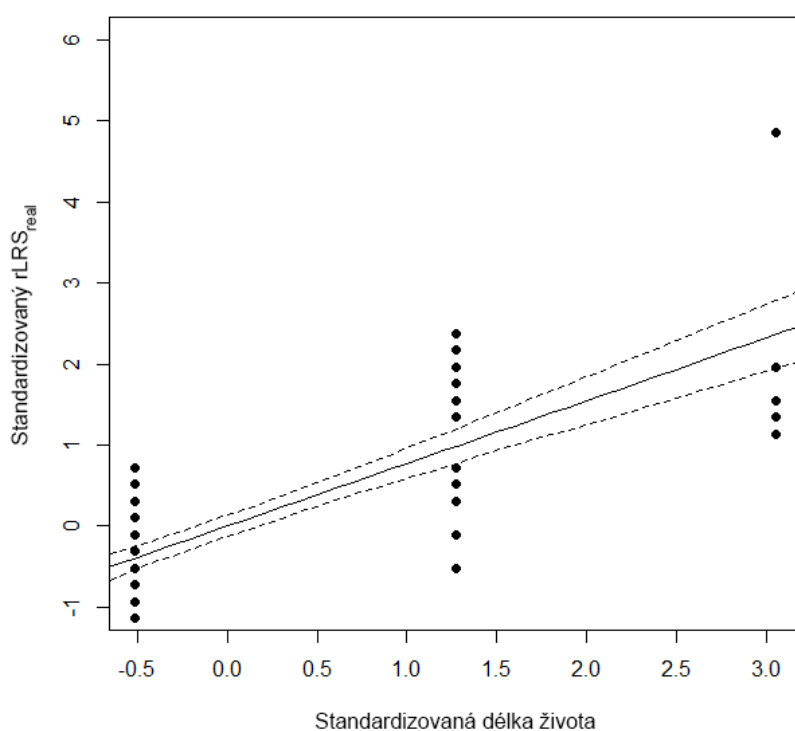
Výsledky plného modelu pro efekt délky života a fenotypových znaků na zdánlivý reprodukční úspěch ($rLRS_{app}$) ukázaly opět jednoznačný výskyt efektu délky života ($r^2 = 0,617$; $p < 0,001$), a žádný statistický významný vztah mezi délkou rýdovacích per či zbarvením břicha (Tab.7.). Minimální model opět zahrnoval pouze délku života jako vysvětlující proměnnou ($F = 141,21$; $\Delta df = 1$; $p < 0,001$; sklon = $0,778 \pm 0,065$ (SE)).

Tab.6.: Plný model analýzy selekčního tlaku na délku života a fenotypové znaky pro realizovaný celoživotní reprodukční úspěch ($rLRS_{real}$).

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	Pr (> F)
Délka života	0,863	0,143	36,242	1	<0,001
Délka života ²	-0,047	0,071	0,442	1	0,508
Délka ocasu	0,086	0,067	1,673	1	0,199
Délka ocasu ²	-0,075	0,079	0,91	1	0,343
Jas	0,024	0,068	0,122	1	0,728
Jas ²	0,061	0,075	0,671	1	0,415

Tab.7.: Plný model analýzy selekčního tlaku na délku života a fenotypové znaky pro zdánlivý celoživotní reprodukční úspěch ($rLRS_{app}$).

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	Pr (> F)
Délka života	1,008	0,142	50,743	1	<0,001
Délka života ²	-0,124	0,07	3,191	1	0,078
Délka ocasu	0,025	0,066	0,144	1	0,706
Délka ocasu ²	-0,058	0,078	0,557	1	0,458
Jas	0,012	0,067	0,034	1	0,854
Jas ²	0,040	0,074	0,294	1	0,589



Obr.6.: Vliv délky života na skutečný reprodukční úspěch. Přerušovaná čára indikuje 95 % konfidenční interval.

4.5.2. ANALÝZA PRVNÍHO HNÍZDĚNÍ

Selekce na délku života u skutečného reprodukčního úspěchu byla v prvním hnízdění prokázána již při použití plného modelu ($r^2 = 0,46$; $p < 0,001$), naopak efekt délky rýdovacích per a zbarvení se opět nepodařilo prokázat (Tab.8.). Plný model ukazuje, že nejvíce

průkaznou hodnotou je délka života, nicméně v případě délky rýdovacích per se projevil pozitivní a pouze hraniční vztah. Po zjednodušení modelu délka ocasu zůstala nad hranicí významnosti (Tab.9.), takže minimální adekvátní model zahrnoval pouze délku života samce ($F = 79,71$; $\Delta df = 1$; $p < 0,001$; sklon = $0,681 \pm 0,076$ (SE)).

V případě zdánlivého reprodukčního úspěchu plný model prokázal pouze lineární efekt délky života ($r^2 = 0,46$; $p < 0,001$). Efekt délky rýdovacích per a zbarvení břicha zůstaly statisticky neprokazatelné (Tab.10.). Vytvořením minimálního modelu, byl potvrzen efekt délky života na zdánlivý úspěch v prvním hnízdění ($F = 77,66$; $\Delta df = 1$; $p < 0,001$; sklon = $0,674 \pm 0,077$ (SE)).

Tab.8.: Plný model analýzy selekčního tlaku na délku života a fenotypové znaky pro relativní realizovaný celoživotní reprodukční úspěch. Údaje pro 1. hnízdění.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	Pr (> F)
Délka života	0,896	0,163	30,057	1	<0,001
Délka života ²	-0,115	0,080	2,042	1	0,157
Délka ocasu	0,131	0,076	3,008	1	0,086
Délka ocasu ²	-0,005	0,089	0,003	1	0,957
Jas	-0,011	0,077	0,02	1	0,887
Jas ²	0,124	0,085	2,099	1	0,151

Tab.9.: Zjednodušený model pro vliv délky života a délky rýdovacích per na relativní skutečný reprodukční úspěch během prvního hnízdění.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	Pr (> F)
Délka života	0,67	0,076	78,303	1	<0,001
Délka ocasu	0,131	0,076	3,008	1	0,086

Tab.10.: Plný model analýzy selekčního tlaku na délku života a fenotypové znaky pro relativní zdánlivý celoživotní reprodukční úspěch. Údaje pro 1. hnízdění.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	Pr (> F)
Délka života	0,958	0,165	33,8	1	<0,001
Délka života ²	-0,15	0,081	3,421	1	0,068
Délka ocasu	0,086	0,076	1,267	1	0,264
Délka ocasu ²	0,003	0,091	0,001	1	0,978
Jas	0,002	0,078	0,001	1	0,982
Jas ²	0,136	0,086	2,489	1	0,118

4.6. VLIV FENOTYPU SAMCŮ A DÉLKY ŽIVOTA NA POČET PÁROVÝCH A MIMOPÁROVÝCH MLÁĐAT

Do analýzy bylo zahrnuto opět všech 94 samců. Pro analýzu komponent celoživotního reprodukčního úspěchu byla zahrnuta data, která obsahovala údaje o všech hnížděních samců během sezóny, a data zahrnující údaje pouze pro první hníždění daného samce v daném kalendářním roce. K analýze byl použit lineární model, a polynomický model 2. řádu. Ve všech hnížděních v průběhu života počet párových mlád'at (počet mlád'at zplozených samcem ve vlastním hníždě) byl v průměru $5,68 \pm 0,42$ (SE), v rozmezí 1-22 mlád'at, počet mimopárových mlád'at (počet mlád'at zplozených s jinou než sociální samicí) byl v průměru $0,57 \pm 0,13$ (SE), v rozmezí 0-7 mlád'at. Během prvního hníždění samci zplodili v průměru $3,9 \pm 0,3$ (SE) párových mlád'at, jejich počet se pohyboval v rozmezí 0-14 mlád'at. Počet mimopárových mlád'at v prvním hníždění byl v průměru $0,44 \pm 0,12$ (SE), v rozmezí 0-6 mlád'at.

4.6.1. ANALÝZA VŠECH HNÍZDĚNÍ ZA ŽIVOT

Výsledek analýzy vlivu délky života na párové paternity ($rLRS_{wpo}$) byl opět vysoký ($r^2 = 0,585$; $p < 0,001$). Vliv délky rýdovacích per a jasu břicha na párové paternity nebyl statisticky signifikantní v plném modelu ani při jeho postupném zjednodušení na minimální model kde byl průkazný pouze lineární efekt délky života ($F = 132,83$; $\Delta df = 1$; $p < 0,001$ sklon = $0,555 \pm 0,048$ (SE)). Plný model je zobrazen v Tab.11.

Výsledek testování vlivu délky života a fenotypu na mimopárové paternity ($rLRS_{epo}$) byl v plném modelu pro všechny vysvětlující proměnné neprůkazný (Tab.12.). Postupné zjednodušování modelu vedlo k vytvoření minimálního modelu. Výsledný minimální model zahrnoval pouze lineární efekt délky života na mimopárové paternity ($F = 13,076$; $\Delta df = 1$; p

$<0,001$ sklon = $0,353 \pm 0,098$ (SE)). Délka života byla zodpovědná za 11,5 % variability ($r^2 = 0,115$; $p < 0,001$).

Tab.11.: Vliv selekce fenotypových znaků a délky života na relativní počet párových mláďat, plný model.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	Pr (> F)
Věk	0,958	0,145	43,679	1	$<0,001$
Věk ²	-0,102	0,071	2,043	1	0,157
Délka ocasu	0,059	0,067	0,771	1	0,382
Délka ocasu ²	-0,037	0,079	0,216	1	0,643
Jas	0,030	0,069	0,194	1	0,660
Jas ²	0,053	0,076	0,491	1	0,486

Tab.12.: Vliv selekce fenotypových znaků a délky života na relativní počet mimopárových mláďat, plný model.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	Pr (> F)
Délka života	0,237	0,214	1,227	1	0,271
Délka života ²	0,63	0,105	0,353	1	0,554
Délka ocasu	0,124	0,099	1,550	1	0,216
Délka ocasu ²	-0,108	0,118	0,846	1	0,360
Jas	0,018	0,101	0,032	1	0,859
Jas ²	0,028	0,112	0,064	1	0,801

4.6.2. ANALÝZA PRVNÍHO HNÍZDĚNÍ

Při testování prvního hnízdění se opět prokázal pouze vliv délky života na párové paternity ($r^2 = 0,46$, $p < 0,001$), a to již při použití maximálního modelu (Tab.13.). Vliv délky ocasu a zbarvení břicha zůstal statisticky nesignifikantní, minimální model zahrnoval jen vliv délky života ($F = 76,584$, $\Delta df = 1$, $p < 0,001$; sklon = $0,674 \pm 0,077$ (SE)).

Při testování dat mimopárových paternit z prvního hnízdění se v plném modelu všechny vysvětlující proměnné ukázaly opět statisticky nevýznamné (Tab.14.). Následovně

zjednodušování znovu vedlo k vytvoření minimálního modelu, které obsahoval průkazný lineární vliv délky života na relativní počet mimopárových mlád'at ($F = 5,573$; $\Delta df = 1$; $p = 0,02$; sklon = $0,239 \pm 0,101$ (SE)), a délka života vysvětlovala nepatrnou variabilitu v mimopárových paternitách ($r^2 = 0,046$; $p = 0,02$).

Tab.13.: Vliv selekce fenotypových znaků a věku na relativní počet párových mlád'at, plný model pro první hnízdění.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	Pr (> F)
Věk	0,952	0,164	33,685	1	1,031e-07
Věk ²	-0,146	0,081	3,279	1	0,074
Délka ocasu	0,104	0,076	1,881	1	0,174
Délka ocasu ²	0,040	0,09	0,198	1	0,658
Jas	0,006	0,078	0,005	1	0,943
Jas ²	0,154	0,086	3,246	1	0,075

Tab.14.: Vliv selekce fenotypových znaků a délky života na relativní počet mimopárových mlád'at, plný model pro první hnízdění.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	Pr (> F)
Délka života	0,216	0,223	0,938	1	0,335
Délka života ²	0,003	0,11	0,001	1	0,976
Délka ocasu	0,107	0,103	1,075	1	0,303
Délka ocasu ²	-0,093	0,123	0,583	1	0,447
Jas	-0,032	0,106	0,093	1	0,762
Jas ²	-0,052	0,116	0,199	1	0,656

4.7. VLIV EPP NA VARIABILITU V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU

Vliv EPP na varianci v reprodukčním úspěchu byl stanoven pro všechna hnízdění samce a zvláště pro 1. hnízdění. Průměrný počet mimopárových mlád'at ve všech hnízděních byl $0,575 \pm 0,126$ (SE), v rozmezí 0-7. Pro první hnízdění byl průměr $0,436 \pm 0,117$ (SE), v rozmezí v rozmezí 0-6 mlád'at. Samci zplodili 41 mimopárových mlád'at v prvním hnízdění z 54 mimopárových mlád'at zplozených během všech hnízdění za život. Z celkového počtu samců

v našem vzorku mimopárová mláďata zplodilo alespoň jedenkrát za život 27 z nich (29%) a tato mláďata odpovídala 8 % z celkového počtu mláďat v našem vzorku.

Poměr realizované a zdánlivé variance v reprodukčním úspěchu za všechna hnízdění byl 1.032 a za první hnízdění 1,034 (Tab.14). Standardizovaná variance v reprodukčním úspěchu byla rozdělená na varianci způsobenou párovou paternitou (W), mimopárovou paternitou (E) a na kovarianci mezi W a E. Pro všechna hnízdění, která samec absolvoval v průběhu života, standardizovaná variance způsobená párovou paternitou byla $W_{\text{tot}} = 0,43$, standardizovaná variance pro mimopárovou paternitu byla $E_{\text{tot}} = 0,038$ (Tab.15.). Pro první hnízdění byla hodnota standardizovaných variancí $W_1 = 0,45$ a $E_1 = 0,068$ (Tab.16).

Tab.14.: Příspěvek počtu mimopárových mláďat na varianci v celoživotním reprodukčním úspěchu, který je vyjádřen jako poměr mezi standardizovanou variancí (I) v realizovaném a zdánlivém reprodukčním úspěchu. Údaje pro 1. a všechna hnízdění.

	I(LRS _{real})	I(LRS _{app})	I(LRS _{real})/I(LRS _{app})
Celková hnízdění	0,57	0,55	1,032
První hnízdění	0,60	0,58	1,034

Tab.16.: Standardizovaná variance v celoživotním reprodukčním úspěchu, kterou můžeme přičíst párovému (W) a mimopárovému (E) celoživotnímu reprodukčnímu úspěchu a kovarianci mezi těmito složkami. Údaje pro všechna hnízdění.

Variance v reprodukčním úspěchu	Celková variance (%)
W_{tot}	76
E_{tot}	7
$2 \times \text{cov}(W, E)_{\text{tot}}$	17

Tab.17.: Standardizovaná variance v celoživotním reprodukčním úspěchu, kterou můžeme přičíst párovému (W) a mimopárovému (E) celoživotnímu reprodukčnímu úspěchu a kovarianci mezi těmito složkami. Údaje pro první hnízdění.

Variance v reprodukčním úspěchu	Celková variance (%)
W_1	75
E_1	12
$2 \times \text{cov}(W, E)_1$	13

5. DISKUZE

Jedinci v populaci se mezi sebou liší v expresi fenotypových znaků a také v délce svého života, která může být právě ovlivněná mírou exprese těchto znaků v různém věku. Pokud některá z těchto vlastností způsobuje rozdíly v celoživotním reprodukčním úspěchu, je pravděpodobně pod tlakem pohlavního výběru (Anderson, 1994). Modelovým druhem pro studium pohlavního výběru se v průběhu posledních třech dekad stala vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*). V rámci těchto studií byl objeven vztah mezi reprodukčním úspěchem samců a jejich fenotypovými znaky (Møller, 1988, 1994; Møller et al., 1998; Costanzo et al., 2017) a také délkou života (Saino et al., 2012; Costanzo et al., 2017). Díky výskytu mimopárových paternit může příspěvek takto zplozených mláďat přispívat k variabilitě v reprodukčním úspěchu, díky čemuž může tato rozmnožovací strategie u sociálně monogamních druhů vytvořit selekční tlak na určité vlastnosti samců (Webster et al., 1995; Kleven et al., 2006). Dále tyto studie ukázaly, že existují nejen geografické rozdíly v pohlavním výběru mezi poddruhy, ale také rozdíly mezi populacemi daného poddruhu (Romano et al., 2016). Na základě dlouhodobých dat se nám podařilo získat informace o expresi ornamentů a jejich vlivu na délku života samců v naší studované populaci, a také informace o celoživotním reprodukčním úspěchu samců, díky kterému bylo možno analyzovat selekční tlak na pohlavní ornamenty a na délku života jedince, a také určit vliv mimopárových paternit na variabilitu v reprodukčním úspěchu.

Zvyšování délky ocasu s věkem u vlaštovky obecné je dobře známo z několika studií, prováděných na evropském poddruhu (Møller, 1991; Møller de Lope, 1999; Balbontín et al., 2011). Hlavní přírůstek byl zjištěn mezi prvním a druhým rokem života, zatímco v dalších letech bylo zvýšení délky méně výrazné (Møller, 1991). Vrcholu v expresi tohoto znaku je dosaženo ve středním věku, a po dosažení tohoto věku bylo detekováno snížení délky ocasu u senescentních samců (Møller, 1991; Møller a de Lope, 1999; Balbontín et al., 2011). Výsledky v této práci kopírují obecný trend, co se týče prodlužování ocasu s věkem. Nicméně senescentní pokles se nepodařilo zachytit, jelikož nejstarší jedinci v této práci byli pouze tři letí samci, kteří byli na vrcholu co se týče exprese tohoto znaku. U zbarvení břicha věkem podmíněná exprese nebyla potvrzena, což vede k závěru, že v naší populaci je tento znak ve své expresi pravděpodobně nezávislý na věku. Tento výsledek je nekonzistentní s výsledkem starší dlouhodobé studie prováděné na dánské populaci, kde bylo zjištěno, nejenže nedochází k senescentnímu snížení exprese tohoto znaku, ale dokonce, že s postupujícím věkem jedinci

ukládají do peří větší množství melaninu (Galván a Moller, 2009). Nicméně novější studie také neprokázala vliv věku na míru exprese zbarvení (Saino et al., 2013).

Jedinci tohoto druhu jsou vysoce konzistentní v expresi svých fenotypových znaků (Moller, 1991; Costanzo et al., 2017). V mé práci se podařilo zjistit vysokou opakovatelnost v délce ocasu mezi jednotlivými lety (více než 90 %). Jedinci, kteří měli poměrně dlouhé ocasy v prvním roce života, měli relativně dlouhé ocasy i v následujících letech. Naproti tomu u zbarvení břicha se konzistentnost v expresi tohoto znaku nepodařilo potvrdit.

Podle teorie handicapu extravagantní sekundární pohlavní ornamenty, které jsou používány při výběru partnera, poctivě signalizují kvalitu a/nebo kondici. Jedinci mohou měnit investice do svých ornamentů ve vztahu k schopnosti ustát náklady spojené s expresí takových znaků, a jedinci v nejlepší kondici si mohou dovolit extravagantní ornamenty, které zvýší jejich reprodukční úspěch, protože náklady spojené s jejich vývojem jsou pro ně menší než pro jedince nízké kvality (Zahavi, 1975, 1977; Grafen, 1990). Podle life-history teorie exprese atraktivních znaků by měla být omezená v mladém věku, pokud je tato nízká exprese kompenzována výhodami získanými díky delšímu životu. Naopak pokud je exprese znaků maximalizována v mladém věku, vede to ke zkrácení délky života (Roff, 1992; Stearns, 1992). Kondiční závislost ornamentu je spojená s pozitivní kovariancí mezi životaschopností a velikostí ornamentu (Jennions et al., 2001). Míra přežívání do dalšího roku činí 34 % (Møller a Szép, 2002), v této práci však byla zjištěna míra přežití pouze 24 %. I když je vlaštovka obecná krátce žijícím druhem, stále se potýká s problémem optimalizace míry exprese daných ornamentů, které maximalizují plodnost a přežívání (Balbontín et al., 2011), bez toho, aniž by muselo dojít k omezení jejich budoucí míry exprese. Předešlé studie na vlaštovce obecné zjistily, že životaschopnější jedinci mají delší rýdovací pera, což naznačuje, že tito jedinci jsou také vyšší kvality (Møller, 1989; Møller 1991; Balbontín et al., 2011; Saino et al., 2011; Costanzo et al., 2017). Toto zjištění bylo také podrobeno experimentálním pokusům, které ukázaly, že samci, kterým byla uměle prodloužená pera měli menší pravděpodobnost přežití do další sezóny než samci se zkrácenými ocasy (Møller a de Lope, 1994). Nízká alokace zdrojů do růstu ocasu v mladém věku podporuje životaschopnost, kdy tito jedinci mají lepší schopnost přežití než samci, kteří měli ve stejném věku dlouhé ocasy (Balbontín et al., 2011). Moje výsledky jsou nicméně v rozporu s těmito studiemi. Analýza vlivu exprese fenotypových znaků na délku života přinesla nesignifikantní výsledky, jak v případě délky rýdovacích per, tak i zbarvení břicha. Tyto výsledky implikují, že ornamenty v naší populaci asi nejsou nákladné ve smyslu teorie handicapu, a také nejsou ani jasným ukazatelem kvality jedince, kdy by se samci s delšími ocasy měli dožívat vyššího věku.

Na předešlý výsledek navazuje další zjištění z této práce, konkrétně, že se nepodařilo prokázat vliv fenotypu na celoživotní reprodukční úspěch ani na jeho komponenty v podobě párových a mimopárových paternit. Nepodařilo se to prokázat v rámci všech hnízdění v průběhu života samce ani v analýze zahrnující pouze první hnízdění. U evropského poddruhu byl mnohokrát demonstrován vliv délky ocasu na reprodukční úspěch, a to, jak v případě získání paternit ve vlastním hnízdě, tak i díky mimopárovým kopulacím (Møller, 1988; 1994; Møller a Tegelström, 1997; Saino et al., 1997, Møller et al., 199; Costanzo et al., 2017). Tato zjištění jsou podpořena manipulačními experimenty, kdy samci s přirozeně dlouhými a s uměle prodlouženými ocasey získali více otcovství, jak ve vlastním hnízdě, tak i v podobě mimopárových mláďat (Møller a Tegelström, 1997, Saino et al., 1997). U amerického poddruhu je naopak selekce výraznější v případě zbarvení ventrální strany těla (Safran et al., 2016), nicméně i vliv délky ocasu byl u tohoto poddruhu demonstrován v podobě pozitivního vlivu na počet mimopárových mláďat (Kleven et al., 2006). U jiné americké populace byl tento vliv také pozorován, nicméně experimentální prodlužování a zkracování ocasu nepřineslo kýžené výsledky, jelikož experiment odhalil negativní vliv prodloužení ocasu v podobě ztráty paternit ve vlastním hnízdě, reprodukční úspěch naopak koreloval s délkou ocasu před manipulací (Smith et al., 1990). V této práci se podařilo prokázat selekční tlak pouze na délku života. Výsledky byly průkazné jak v analýze všech hnízdění v průběhu života samce, tak i v analýze zahrnující jen první hnízdění. Délka života a její vliv na celoživotní reprodukční úspěch byl demonstrován v jedné dosud publikované předešlé práci nicméně byl také doprovázen vlivem pohlavních ornamentů (Costanzo et al., 2017). Doba přežití v analýze všech hnízdění za sezónu vysvětlila značný podíl variability v celoživotním reprodukčním úspěchu, konkrétně až 60 %. Délka života působila také značnou variabilitu mezi samci v počtu párově zplozených mláďat (59 %). A v rámci mimopárových paternit délka života vysvětlovala pouze 12 % variability. V případě předešlé studie délka života vysvětlovala o něco vyšší podíl variability v celoživotní reprodukčním úspěchu a to 67 %. Párové paternity byly vysvětleny délkou života z 62 %, a v případě mimopárových paternit délka života vysvětlovala dvakrát víc paternit než v případě mé práce, a to 28 % (Costanzo et al., 2017). Selekcí gradient působící na délku života byl poměrně vysoký a signifikantně vyšší než 0 jak v analýze všech hnízdění (sklon = $0,863 \pm 0,143$ (SE)), což ukazuje, že déle žijící jedinci mají vyšší fitness nezávisle na fenotypových znacích. Nicméně v porovnání s předešlou studií byly naměřené hodnoty v mé práci nižší (celoživotní reprodukční úspěch: sklon = $1,05 \pm 0,09$ (SE)). Selekcí gradient párového úspěchu byl obdobný jako u celkového úspěchu (sklon $0,98 \pm 0,09$ (SE)), ale mimopárový byl dvakrát menší (sklon = $1,5 \pm 0,29$ (SE)) (Costanzo et al.

2017). V mé práci byly hodnoty selekčního gradientu párového úspěchu (sklon = $0,958 \pm 0,145$ (SE)) a mimopárového úspěchu (sklon = $0,352 \pm 0,097$ (SE)) v případě všech hnízdění v průběhu života samce opět nižší. Takže zatímco v práci Costanzo et al. (2017) selekční tlak na délku života působí, jak počet párových, tak mimopárových mládřat zplozených za život samce, v mé práci je tento tlak způsoben hlavně počtem párových mládřat, příspěvek mimopárových mládřat již nebyl tak výrazný, přesto byl signifikantní. Jelikož vlaštovka obecná exprimuje vícero pohlavních ornamentů, je možné, že u naší populace existuje kromě selekčního tlaku na délku života tlak na znaky, které v této práci nebyly zkoumány. V každém případě se naše populace stává dalším příkladem rozdílného selekčního tlaku v různých geografických podmínkách (viz také Wilkins et al., 2016).

V našem datasetu byla detekována pouze nízká míra mimopárových paternit, kdy pouze 9 % mládřat ve studovaném období bylo zplozeno mimopárově. V jiných populacích byla pozorována často i dvakrát větší míra mimopárové paternity (Møller a Tegelström, 1997, Saino et al., 1997; Møller, et al., 2003). Při zjišťování maximální příležitosti pro selekci, která byla vypočítána jako poměr mezi standardizovanou variancí skutečného reprodukčního úspěchu samce (počet genetických mládřat zplozených samcem) a jeho zdánlivým reprodukčním úspěchem (počet mládřat v sociálním hnízdě), byly zjištěny pouze nepatrné rozdíly mezi těmito variancemi, kdy jejich poměr činil 1,032. Podobnost mezi těmito variancemi znamená, že počet mimopárových mládřat nezvyšuje výrazně sílu pohlavního výběru, jak bylo zjištěno i v dalších studiích (Freeman-Gallant et al., 2005; Whittingham and Dunn, 2005). Dále například ve studii prováděné na rákosníku obecném (*Acrocephalus arundinaceus*) byl zjištěn nulový příspěvek mimopárových paternit k varianci v reprodukčním úspěchu (Hasselquist et al., 1995). U střízlíka zahradního (*Troglodytes aeodon*) poměr variancí činil 1,2 při 10% míře mimopárových mládřat (Kempnaers et al., 2001). Podobného výsledku bylo dosaženo i u sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) (Freeman-Gallant et al., 2005). Nicméně nízká míra mimopárových paternit nemusí vždy znamenat nízkou sílu pohlavního výběru, jak bylo zjištěno ve studii na hýlu rudém (*Carpodacus erythrinus*) (Albrecht et al., 2007). V dané studii i přes poměrně nízkou míru mimopárových paternit (18 %) v porovnání s jinými druhy pěvců (Griffith, Owens a Thuman 2002), bylo zjištěno, že mimopárové paternity značně zvyšují variabilitu v reprodukčním úspěchu, kdy standardizovaná variance ve skutečném reprodukčním úspěchu byla třikrát vyšší než standardizovaná variance ve zdánlivém reprodukčním úspěchu. Dokonce i při ještě nižší míře mimopárových mládřat (9 %), která byla zjištěna u sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*), bylo také zjištěno značné zvýšení rozdílů v reprodukčním úspěchu díky příspěvku

mimopárových mlád'at, kdy poměr standardizovaných variancí byl 2,5 (Wagner et al., 1996). Nicméně v těchto studiích byl analyzován pouze příspěvek k ročnímu reprodukčnímu úspěchu. Po rozdělení variance v celoživotního reprodukčního úspěchu na variance, které lze přičíst vnitropárovému a mimopárovému úspěchu, bylo zjištěno, že k varianci v reprodukčním úspěchu nejvíce přispívá párová paternita (76 %), příspěvek mimopárové paternity byl pouhých 7 %. Pouze pár studií také kvantifikovalo příspěvek mimopárových paternit na celoživotní reprodukční úspěch (Webster et al., 2007; Lebigre et al., 2012, 2013). Příspěvek mimopárových paternit v těchto studiích byl také relativně nízký (10-20 %), ale stále vyšší než v našem případě. Pozitivní kovariance mezi variancemi těchto komponent obecně naznačuje pozitivní vztah mezi párovou a mimopárovou paternitou. Tento pozitivní vztah znamená, že mimopárové paternity nezpůsobují pokles v získávání párových paternit a samci, kteří jsou úspěšní v plození mlád'at v cizích hnízdech, jsou úspěšní i v plození mlád'at ve svém hnízdě (Balenger et al., 2008). Nicméně i přes pozitivní kovarianci zjištěnou v mé práci, malý efekt mimopárových paternit na poměr mezi $I(LRS_{real})$ a $I(LRS_{app})$ způsobuje, že reprodukční úspěch získaný díky EPP je kompenzován snížením párové paternity, kvůli výskytu cizích mlád'at v sociálním hnízdě (Webster et al., 1995). Tudiž samci, kteří jsou v naší populaci úspěšní v získávání mimopárových paternit, jsou méně úspěšní v hájení paternity ve vlastním hnízdě.

6. ZÁVĚR

a) Změna exprese ornamentů s věkem

Délka ocasu s věkem jedince vzrůstala a nejdelší ocase měli tříletí samci, tedy nejstarší jedinci z našeho vzorku. Největší přírůstek byl zaznamenán mezi prvním a druhým rokem, v následně již nebyl tak výrazný. Změna jasu břicha s věkem nebyla prokázána.

b) Vliv exprese ornamentů na délku života

V této práci nebyl prokázán žádný vliv na délku života ani jednoho ze sledovaných ornamentů. Míra přežití do další sezóny byla 23 %.

c) Opakovatelnost míry exprese ornamentu

V expresi rýdovacích per byli samci v naší populaci vysoce konzistentní, míra opakovatelnosti činila 96 %. Opakovatelnost míry exprese zbarvení byla nízká (29 %) a statisticky nesignifikanční.

d) Vliv fenotypu samce a délky života na celoživotní reprodukční úspěch

Skutečný ani zdánlivý reprodukční úspěch nesouvisel s žádným námi testovaným ornamentem při zahrnutí všech hnízdění samce v průběhu života, ani při zahrnutí pouze prvního hnízdění. Ve všech případech byla průkaznou proměnnou pouze délka života, která byla nejvíce zodpovědná za variabilitu v celoživotní reprodukčním úspěchu mezi samci.

e) Vliv fenotypu samce a délky života na párové a mimopárové paternity

Ani mezi komponenty reprodukčního úspěchu nebyl prokázán vztah mezi fenotypem samce a jeho relativním počtem párových či mimopárových mláďat. Ve všech hnízděních a v prvním hnízdění byl prokázán poměrně silný selekční tlak na délku života prostřednictvím párových paternit. Mnohem slabší vliv byl prokázán v případě mimopárových paternit.

f) Vliv mimopárových paternit na variabilitu v celoživotním reprodukčním úspěchu

Poměr mezi skutečným a zdánlivým reprodukčním úspěchem byl 1,032 z čeho vyplývá, že v naší populaci mimopárové paternity variabilitu v reprodukčním úspěchu zvyšují jen minimálně. Hlavní roli ve variabilitě v reprodukčním úspěchu mezi samci hraje příspěvek v podobě párových mláďat.

Tato práce díky získaným dlouhodobým datům přináší pohled na průběh změn v ornamentaci během života jedince a na vlastnosti, které ovlivňují jeho celoživotní reprodukční úspěch. Důležitým zjištěním je, že námi sledované ornamenty nijak neovlivňují délku života, a také, že nemají vliv na reprodukční úspěch samce i když u jiných evropských populací je pod selekčním tlakem právě délka rýdovacích per. V námi studované populaci se ukázal jako nejdůležitější faktor, který ovlivňuje celoživotní reprodukční úspěch, délka života samce.

7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Adamson, Joel J. Evolution of male life histories and age-dependent sexual signals under female choice. *PeerJ*, 2013, 1: e225.

Andersson, M. B. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press.

Allaine, D., & Lebreton, J. D. (1990). The influence of age and sex on wing-tip pattern in adult Black-headed Gulls *Larus ridibundus*. *Ibis*, 132(4), 560-567.

Albrecht, T., Schnitzer, J., Kreisinger, J., Exnerová, A., Bryja, J., & Munclinger, P. (2007). Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in long-distant migratory passerines. *Behavioral Ecology*, 18(2), 477-486.

Albrecht, T., Schnitzer, J., Kreisinger, J., Exnerová, A., Bryja, J., & Munclinger, P. (2007). Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in long-distant migratory passerines. *Behavioral Ecology*, 18(2), 477-486.

Albrecht, T., Vinkler, M., Schnitzer, J., Poláková, R., Munclinger, P., & Bryja, J. (2009). Extra-pair fertilizations contribute to selection on secondary male ornamentation in a socially monogamous passerine. *Journal of evolutionary biology*, 22(10), 2020-2030.

Alonso, J. C., Magaña, M., Martín, C. A., Palacín, C., & Alonso, J. A. (2006). Field determination of age in male great bustards (*Otis tarda*) in spring. *European Journal of Wildlife Research*, 52(1), 43-47.

Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Devevey, G., Prost, J., Faivre, B., Chastel, O., & Sorci, G. (2006). An experimental manipulation of life-history trajectories and resistance to oxidative stress. *Evolution*, 60(9), 1913-1924.

Ameur, A., Stewart, J. B., Freyer, C., Hagström, E., Ingman, M., Larsson, N. G., & Gyllensten, U. (2011). Ultra-deep sequencing of mouse mitochondrial DNA: mutational patterns and their origins. *PLoS genetics*, 7(3), e1002028.

- Andersson, M. (1982). Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299(5886), 818-820.
- Arnold, S. J., & Wade, M. J. (1984). On the Measurement of Natural and Sexual Selection: Theory. *Evolution*, 38(4), 709-719.
- Badyaev, A. V., Hill, G. E., Dunn, P. O., & Glen, J. C. (2001). Plumage color as a composite trait: developmental and functional integration of sexual ornamentation. *The American Naturalist*, 158(3), 221-235.
- Badyaev, A. V., & Qvarnström, A. (2002). Putting sexual traits into the context of an organism: a life-history perspective in studies of sexual selection. *The Auk*, 119(2), 301-310.
- Badyaev, A. V., & Duckworth, R. A. (2003). Context-dependent sexual advertisement: plasticity in development of sexual ornamentation throughout the lifetime of a passerine bird. *Journal of evolutionary biology*, 16(6), 1065-1076.
- Balbontin, J., Hermosell, I. G., Marzal, A., Reviriego, M., De Lope, F., & Möller, A. P. (2007). Age-related change in breeding performance in early life is associated with an increase in competence in the migratory barn swallow *Hirundo rustica*. *Journal of Animal Ecology*, 76(5), 915-925.
- Balbontín, J., Møller, A. P., Hermosell, I. G., Marzal, A., Reviriego, M., & De Lope, F. (2009). Individual responses in spring arrival date to ecological conditions during winter and migration in a migratory bird. *Journal of Animal Ecology*, 78(5), 981-989.
- Balbontín, J., De Lope, F., Hermosell, I. G., Mousseau, T. A., & Møller, A. P. (2011). Determinants of age-dependent change in a secondary sexual character. *Journal of evolutionary biology*, 24(2), 440-448.
- Barnard, P. (1990). Male tail length, sexual display intensity and female sexual response in a parasitic African finch.

Beauplet, G., Barbraud, C., Dabin, W., Küssener, C., & Guinet, C. (2006). Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos*, 112(2), 430-441.

Beck, C. W., Shapiro, B., Choksi, S., & Promislow, D. E. (2002). A genetic algorithm approach to study the evolution of female preference based on male age. *Evolutionary Ecology Research*, 4(2), 275-292.

Bérubé, C. H., Festa-Bianchet, M., & Jorgenson, J. T. (1999). Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology*, 80(8), 2555-2565.

Bitton, P. P., Dawson, R. D., & Ochs, C. L. (2008). Plumage characteristics, reproductive investment and assortative mating in tree swallows *Tachycineta bicolor*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(10), 1543-1550.

Birkhead, T. (1987). Sperm competition in birds. *Trends in ecology & evolution*, 2(9), 268-272.

Bonduriansky, R., Maklakov, A., Zajitschek, F., & Brooks, R. (2008). Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Functional ecology*, 22(3), 443-453.

Bonneaud, C., Mazuc, J., Chastel, O., Westerdahl, H., & Sorci, G. (2004). Terminal investment induced by immune challenge and fitness traits associated with major histocompatibility complex in the house sparrow. *Evolution*, 58(12), 2823-2830.

Bouwman, K. M., Van Dijk, R. E., Wijmenga, J. J., & Komdeur, J. (2007). Older male reed buntings are more successful at gaining extrapair fertilizations. *Animal Behaviour*, 73(1), 15-27.

Bouwhuis, S., Choquet, R., Sheldon, B. C., & Verhulst, S. (2011). The forms and fitness cost of senescence: age-specific recapture, survival, reproduction, and reproductive value in a wild bird population. *The American Naturalist*, 179(1), E15-E27.

- Bowers, E. K., Forsman, A. M., Masters, B. S., Johnson, B. G., Johnson, L. S., Sakaluk, S. K., & Thompson, C. F. (2015). Increased extra-pair paternity in broods of aging males and enhanced recruitment of extra-pair young in a migratory bird. *Evolution*, 69(9), 2533-2541.
- Brommer, J. E., Pietiäinen, H., & Kolunen, H. (1998). The effect of age at first breeding on Ural owl lifetime reproductive success and fitness under cyclic food conditions. *Journal of Animal Ecology*, 67(3), 359-369.
- Brommer, J. E., Kirkpatrick, M., Qvarnström, A., & Gustafsson, L. (2007). The intersexual genetic correlation for lifetime fitness in the wild and its implications for sexual selection. *PLoS one*, 2(8), e744.
- Brooks, R., & Kemp, D. J. (2001). Can older males deliver the good genes?. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(6), 308-313.
- Budden, A. E., & Dickinson, J. L. (2009). Signals of quality and age: the information content of multiple plumage ornaments in male western bluebirds *Sialia mexicana*. *Journal of Avian Biology*, 40(1), 18-27.
- Burley, N. (1986). Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist*, 127(4), 415-445.
- Cam, E., & Monnat, J. Y. (2000). Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology*, 69(3), 380-394.
- Cam, E., Link, W. A., Cooch, E. G., Monnat, J. Y., & Danchin, E. (2002). Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist*, 159(1), 96-105.
- Cattan, V., Mercier, N., Gardner, J. P., Regnault, V., Labat, C., Mäki-Jouppila, J., ... & Lacolley, P. (2008). Chronic oxidative stress induces a tissue-specific reduction in telomere length in CAST/Ei mice. *Free Radical Biology and Medicine*, 44(8), 1592-1598.

Catry, P., Phillips, R. A., Phalan, B., & Croxall, J. P. (2006). Senescence effects in an extremely long-lived bird: the grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1594), 1625-1630.

Charlesworth, B. (1980). The cost of sex in relation to mating system. *Journal of Theoretical Biology*, 84(4), 655-671.

Cleasby, I. R., & Nakagawa, S. (2012). The influence of male age on within-pair and extra-pair paternity in passerines. *Ibis*, 154(2), 318-324.

Clutton-Brock, T. H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, 123(2), 212-229.

Cody, M. L. (1966). A general theory of clutch size. *Evolution*, 20(2), 174-184.

Copeland, E. K., & Fedorka, K. M. (2012). The influence of male age and simulated pathogenic infection on producing a dishonest sexual signal. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20121914.

Costanzo, A., Ambrosini, R., Caprioli, M., Gatti, E., Parolini, M., Canova, L., ... & Saino, N. (2017). Lifetime reproductive success, selection on lifespan, and multiple sexual ornaments in male European barn swallows. *Evolution*, 71(10), 2457-2468.

Coulson, J. C., & Fairweather, J. A. (2001). Reduced reproductive performance prior to death in the Black-legged Kittiwake: senescence or terminal illness?. *Journal of Avian Biology*, 32(2), 146-152.

Coulson, T., & Tuljapurkar, S. (2008). The dynamics of a quantitative trait in an age-structured population living in a variable environment. *The American Naturalist*, 172(5), 599-612.

Curio, E. (1983). Why do young birds reproduce less well?. *Ibis*, 125(3), 400-404.

Dhondt, A. A. (1985). Do old great tits forego breeding?. *The Auk*, 102(4), 870-872.

Dale, S., Slagsvold, T., Lampe, H. M., & Sætre, G. P. (1999). Population divergence in sexual ornaments: the white forehead patch of Norwegian pied flycatchers is small and unsexy. *Evolution*, 53(4), 1235-1246.

Delhey, K., Johnsen, A., Peters, A., Andersson, S., & Kempenaers, B. (2003). Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1528), 2057-2063.

Delhey, K., Peters, A., Johnsen, A., & Kempenaers, B. (2006). Fertilization success and UV ornamentation in blue tits *Cyanistes caeruleus*: correlational and experimental evidence. *Behavioral Ecology*, 18(2), 399-409.

Edler, A. U., & Friedl, T. W. (2012). Age-related variation in carotenoid-based plumage ornaments of male Red Bishops *Euplectes orix*. *Journal of ornithology*, 153(2), 413-420.

Enstrom, D. A. (1993). Female choice for age-specific plumage in the orchard oriole: implications for delayed plumage maturation. *Animal Behaviour*, 45(3), 435-442.

Evans, M. R., & Hatchwell, B. J. (1992). An experimental study of male adornment in the scarlet-tufted malachite sunbird: II. The role of the elongated tail in mate choice and experimental evidence for a handicap. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(6), 421-427.

Evans, M. R., & Thomas, A. L. R. (1997). Testing the functional significance of tail streamers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1379), 211-217.

Evans, S. R., Hinks, A. E., Wilkin, T. A., & Sheldon, B. C. (2010). Age, sex and beauty: methodological dependence of age-and sex-dichromatism in the great tit *Parus major*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(4), 777-796.

Evans, S. R., Gustafsson, L., & Sheldon, B. C. (2011). Divergent patterns of age-dependence in ornamental and reproductive traits in the collared flycatcher. *Evolution*, 65(6), 1623-1636.

- Fisher, I. (1930). The theory of interest. *New York*, 43.
- Forslund, P., & Pärt, T. (1995). Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(9), 374-378.
- Freeman-Gallant, C. R., Wheelwright, N. T., Meiklejohn, K. E., States, S. L., & Sollecito, S. V. (2005). Little effect of extrapair paternity on the opportunity for sexual selection in savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Evolution*, 59(2), 422-430.
- Freeman-Gallant, C. R., Taff, C. C., Morin, D. F., Dunn, P. O., Whittingham, L. A., & Tsang, S. M. (2010). Sexual selection, multiple male ornaments, and age-and condition-dependent signaling in the common yellowthroat. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(4), 1007-1017.
- Galván, I., & Møller, A. P. (2009). Different roles of natural and sexual selection on senescence of plumage colour in the barn swallow. *Functional Ecology*, 23(2), 302-309.
- Gavrilov, L. A., & Gavrilova, N. S. (2002). Evolutionary theories of aging and longevity. *The Scientific World Journal*, 2, 339-356.
- Geslin, T., Chastel, O., & Eybert, M. C. (2004). Sex-specific patterns in body condition and testosterone level changes in a territorial migratory bird: the Bluethroat *Luscinia svecica*. *Ibis*, 146(4), 632-641.
- Goodman, D. (1979). Regulating reproductive effort in a changing environment. *The American Naturalist*, 113(5), 735-748.
- Grafen, A. (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of theoretical biology*, 144(4), 517-546.
- Hamilton, W. D. (1966). The moulding of senescence by natural selection. *Journal of theoretical biology*, 12(1), 12-45.

- Hamilton, W. D., & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218(4570), 384-387.
- Hammers, M., Richardson, D. S., Burke, T., & Komdeur, J. (2012). Age-dependent terminal declines in reproductive output in a wild bird. *PLoS One*, 7(7), e40413.
- Hansen, T. F., & Price, D. K. (1995). Good genes and old age: Do old mates provide superior genes? *Journal of Evolutionary Biology*, 8(6), 759-778.
- Hasselquist, D., Bensch, S., & Schantz, T. V. (1995). Low frequency of extrapair paternity in the polygynous great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology*, 6(1), 27-38.
- Harman, D. (2006). Free radical theory of aging: an update. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1067(1), 10-21.
- Hegyi, G., Szigeti, B., Török, J., & Eens, M. (2007). Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: information content and role in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 38(6), 698-708.
- Hekimi, S., Lapointe, J., & Wen, Y. (2011). Taking a “good” look at free radicals in the aging process. *Trends in cell biology*, 21(10), 569-576.
- Hill, G. E. (1990). Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*, 40(3), 563-572.
- Hill, J. A., Enstrom, D. A., Ketterson, E. D., Nolan Jr, V., & Ziegenfus, C. (1999). Mate choice based on static versus dynamic secondary sexual traits in the dark-eyed junco. *Behavioral Ecology*, 10(1), 91-96.
- Höglund, J., & Sheldon, B. C. (1998). The cost of reproduction and sexual selection. *Oikos*, 478-483.

- Holmes, D. J. (2003). Aging in birds. In *Aging of Organisms* (pp. 201-219). Springer, Dordrecht.
- Holmes, D. J., & Austad, S. N. (1995). Birds as animal models for the comparative biology of aging: a prospectus. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 50(2), B59-B66.
- Holmes, D. J., & Austad, S. N. (1995). The evolution of avian senescence patterns: implications for understanding primary aging processes. *American Zoologist*, 35(4), 307-317.
- Hsu, Y. H., Schroeder, J., Winney, I., Burke, T., & Nakagawa, S. (2015). Are extra-pair males different from cuckolded males? A case study and a meta-analytic examination. *Molecular ecology*, 24(7), 1558-1571.
- Iwasa, Y., & Pomiankowski, A. (1994). The evolution of mate preferences for multiple sexual ornaments. *Evolution*, 48(3), 853-867.
- Jennions, M. D., Moller, A. P., & Petrie, M. (2001). Sexually selected traits and adult survival: a meta-analysis. *The Quarterly Review of Biology*, 76(1), 3-36.
- Jensen, H., Sæther, B. E., Ringsby, T. H., Tufto, J., Griffith, S. C., & Ellegren, H. (2004). Lifetime reproductive success in relation to morphology in the house sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology*, 73(4), 599-611.
- Johnson, K. (1988). Sexual selection in pinyon jays I: female choice and male-male competition. *Animal Behaviour*, 36(4), 1038-1047.
- Jones, O. R., Gaillard, J. M., Tuljapurkar, S., Alho, J. S., Armitage, K. B., Becker, P. H., ... & Clutton-Brock, T. (2008). Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters*, 11(7), 664-673.
- Jones, O. R., Scheuerlein, A., Salguero-Gómez, R., Camarda, C. G., Schaible, R., Casper, B. B., ... & Quintana-Ascencio, P. F. (2014). Diversity of ageing across the tree of life. *Nature*, 505(7482), 169.

- Kempnaers, B., Verheyen, G. R., & Dhondt, A. A. (1997). Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology*, 8(5), 481-492.
- Kempnaers, B., Everding, S., Bishop, C., Boag, P., & Robertson, R. J. (2001). Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(4), 251-259.
- Kirkpatrick, M. (1987). Sexual selection by female choice in polygynous animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 43-70.
- Kirkpatrick, M., Price, T., & Arnold, S. J. (1990). The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution*, 44(1), 180-193.
- Kirkpatrick, M., & Ryan, M. J. (1991). The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350(6313), 33-38.
- Kirkwood, T. B., & Austad, S. N. (2000). Why do we age?. *Nature*, 408(6809), 233.
- Kirkwood, T. B., & Rose, M. R. (1991). Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 332(1262), 15-24.
- Kleven, O., Jacobsen, F., Izadnegahdar, R., Robertson, R. J., & Lifjeld, J. T. (2006). Male tail streamer length predicts fertilization success in the North American barn swallow (*Hirundo rustica erythrogaster*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(3), 412-418.
- Kokko, H. (1997). Evolutionarily stable strategies of age-dependent sexual advertisement. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(2), 99-107.
- Kokko, H. (1998). Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evolutionary Ecology*, 12(6), 739-750.

- Komdeur, J. (1996a). Influence of age on reproductive performance in the Seychelles warbler. *Behavioral Ecology*, 7(4), 417-425.
- Komdeur, J. (1996b). Seasonal timing of reproduction in a tropical bird, the Seychelles warbler: a field experiment using translocation. *Journal of Biological Rhythms*, 11(4), 333-346.
- Komdeur, J., Oorebeek, M., van Overveld, T., & Cuthill, I. C. (2005). Mutual ornamentation, age, and reproductive performance in the European starling. *Behavioral Ecology*, 16(4), 805-817.
- Krüger, O., & Lindström, J. (2001). Lifetime reproductive success in common buzzard, *Buteo buteo*: from individual variation to population demography. *Oikos*, 93(2), 260-273.
- Lack, D. (1968). Bird migration and natural selection. *Oikos*, 1-9.
- Lande, R. (1982). A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology*, 63(3), 607-615.
- Lebigre, C., Arcese, P., Sardell, R. J., Keller, L. F., & Reid, J. M. (2012). Extra-pair paternity and the variance in male fitness in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(10), 3111-3129.
- Lebigre, C., Arcese, P., & Reid, J. M. (2013). Decomposing variation in male reproductive success: age-specific variances and covariances through extra-pair and within-pair reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 82(4), 872-883.
- Lifjeld, J. T., Kleven, O., Jacobsen, F., McGraw, K. J., Safran, R. J., & Robertson, R. J. (2011). Age before beauty? Relationships between fertilization success and age-dependent ornaments in barn swallows. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65(9), 1687-1697.
- López-Otín, C., Blasco, M. A., Partridge, L., Serrano, M., & Kroemer, G. (2013). The hallmarks of aging. *Cell*, 153(6), 1194-1217.

- Manning, J. T. (1985). Choosy females and correlates of male age. *Journal of theoretical biology*, 116(3), 349-354.
- Manning, J. T. (1989). Age-advertisement and the evolution of the peacock's train. *Journal of Evolutionary Biology*, 2(5), 379-384.
- Martin, K. (1995). Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *American Zoologist*, 35(4), 340-348.
- Marchetti, K., & Price, T. (1989). Differences in the foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biological Reviews*, 64(1), 51-70.
- McDonald, D. B., Fitzpatrick, J. W., & Woolfenden, G. E. (1996). Actuarial senescence and demographic heterogeneity in the Florida scrub jay. *Ecology*, 77(8), 2373-2381.
- McGraw, K. J., Safran, R. J., Evans, M. R., & Wakamatsu, K. (2004). European barn swallows use melanin pigments to color their feathers brown. *Behavioral Ecology*, 15(5), 889-891.
- Merilä, J., & Sheldon, B. C. (2000). Lifetime reproductive success and heritability in nature. *The American Naturalist*, 155(3), 301-310.
- Mitrus, J., Mitrus, C., Rutkowski, R., & Sikora, M. (2014). Extra-pair paternity in relation to age of the Red-breasted Flycatcher *Ficedula parva* males. *Avian Biology Research*, 7(2), 111-116.
- Møller, A. P. (1988). Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, 332(6165), 640.
- Møller, A. P. (1989). Viability costs of male tail ornaments in a swallow. *Nature*, 339(6220), 132.
- Møller, A. P. (1991a). Sexual ornament size and the cost of fluctuating asymmetry. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 243(1306), 59-62.

- Møller, A. P. (1991b). Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of tail ornament size. *Evolution*, 45(8), 1823-1836.
- Møller, A. P. (1991c). Viability is positively related to degree of ornamentation in male swallows. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 243(1307), 145-148.
- Møller, A. P. (1994). Sexual selection and the Barn Swallow. *Model Systems in Behavioral Ecology: Integrating Conceptual, Theoretical, and Empirical Approaches*, 359-380.
- Møller, A. P. (2007). Senescence in relation to latitude and migration in birds. *Journal of evolutionary biology*, 20(2), 750-757.
- Møller, A. P., & Pomiankowski, A. (1993). Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(3), 167-176.
- Møller, A. P., & Birkhead, T. R. (1994). The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution*, 48(4), 1089-1100.
- Møller, A. P., & de Lope, F. (1994). Differential costs of a secondary sexual character: an experimental test of the handicap principle. *Evolution*, 48(5), 1676-1683.
- Møller, A. P., & Tegelström, H. (1997). Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(5), 353-360.
- Møller, A. P., & Cuervo, J. J. (1998). Speciation and feather ornamentation in birds. *Evolution*, 52(3), 859-869.
- Møller, A. P., & Ninni, P. (1998). Sperm competition and sexual selection: a meta-analysis of paternity studies of birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43(6), 345-358.

- Møller, A. P., Saino, N., Taramino, G., Ferrario, S., & Galeotti, P. (1998). Paternity and multiple signaling: effects of a secondary sexual character and song on paternity in the barn swallow. *The American Naturalist*, 151(3), 236-242.
- Møller, A. P., & Alatalo, R. V. (1999). Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1414), 85-91.
- Møller, A. P., & De Lope, F. (1999). Senescence in a short-lived migratory bird: age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. *Journal of Animal Ecology*, 68(1), 163-171.
- Møller, A. P., & Szép, T. (2002). Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. *Ecology*, 83(8), 2220-2228.
- Møller, A. P., Brohede, J., Cuervo, J. J., De Lope, F., & Primmer, C. (2003). Extrapair paternity in relation to sexual ornamentation, arrival date, and condition in a migratory bird. *Behavioral Ecology*, 14(5), 707-712.
- Møller, A. P., de Lope, F., & Saino, N. (2005). Reproduction and migration in relation to senescence in the barn swallow *Hirundo rustica*: a study of avian 'centenarians'. *Age*, 27(4), 307-318.
- Møller, A. P., Mousseau, T. A., Rudolfson, G., Balbontin, J., Marzal, A., Hermosell, I., & De Lope, F. (2009). Senescent sperm performance in old male birds. *Journal of evolutionary biology*, 22(2), 334-344.
- Monaghan, P., Charmantier, A., Nussey, D. H., & Ricklefs, R. E. (2008). The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology*, 22(3), 371-378.
- Møller, A. P., & Alatalo, R. V. (1999). Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1414), 85-91.
- Monson, D. H., Estes, J. A., Bodkin, J. L., & Siniff, D. B. (2000). Life history plasticity and population regulation in sea otters. *Oikos*, 90(3), 457-468.

Moreno, J., Martínez, J. G., Morales, J., Lobato, E., Merino, S., Tomás, G., ... & Osorno, J. L. (2010). Paternity loss in relation to male age, territorial behaviour and stress in the pied flycatcher. *Ethology*, 116(1), 76-84.

Murphy, M. T. (2007). Lifetime Reproductive Success of Female Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*): Influence of Lifespan, Nest Predation, and Body Size (Éxito Reproductivo Completo de Vida de Hembras de *Tyrannus tyrannus*: Influencia de la Duración de la Vida, la Depredación de Nidos y el Tamaño Corporal). *The Auk*, 1010-1022.

Nemeth, E., Kempenaers, B., Matessi, G., & Brumm, H. (2012). Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. *PLoS One*, 7(8), e43259.

R. Neuman, C., J. Safran, R., & J. Lovette, I. (2007). Male tail streamer length does not predict apparent or genetic reproductive success in North American barn swallows *Hirundo rustica erythrogastrus*. *Journal of Avian Biology*, 38(1), 28-36.

Newton, I., & Rothery, P. (1997). Senescence and reproductive value in sparrowhawks. *Ecology*, 78(4), 1000-1008.

Nichols, J. D., Hines, J. E., & Blums, P. (1997). Tests for senescent decline in annual survival probabilities of common pochards, *Aythya ferina*. *Ecology*, 78(4), 1009-1018.

Nisbet, I. C., Winchell, J. M., & Heise, A. E. (1984). Influence of age on the breeding biology of Common Terns. *Colonial Waterbirds*, 117-126.

Nisbet, I. C., Apanius, V., & Friar, M. S. (2002). Breeding performance of very old common terns. *Journal of Field Ornithology*, 73(2), 117-124.

Nol, E., & Smith, J. N. (1987). Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. *The Journal of Animal Ecology*, 301-313.

- Nussey, D. H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., & Gaillard, J. M. (2008). Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Functional Ecology*, 22(3), 393-406.
- Orians, G. H. (1969). On the evolution of mating systems in birds and mammals. *The American Naturalist*, 103(934), 589-603.
- Owens, I. P., & Hartley, I. R. (1998). Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1394), 397-407.
- Panhuis, T. M., Butlin, R., Zuk, M., & Tregenza, T. (2001). Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7), 364-371.
- Pärt, T. (2001). Experimental evidence of environmental effects on age-specific reproductive success: the importance of resource quality. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1482), 2267-2271.
- Pärt, T., Gustafsson, L., & Moreno, J. (1992). "Terminal investment" and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *The American Naturalist*, 140(5), 868-882.
- Partridge, L., & Barton, N. H. (1993). Optimally, mutation and the evolution of ageing. *Nature*, 362(6418), 305.
- Perrins, C. M. (1970). The timing of birds 'breeding seasons. *Ibis*, 112(2), 242-255.
- Perrins, C. M., & McCleery, R. H. (1985). The effect of age and pair bond on the breeding success of Great Tits *Parus major*. *Ibis*, 127(3), 306-315.
- Péron, G., Gimenez, O., Charmantier, A., Gaillard, J. M., & Crochet, P. A. (2010). Age at the onset of senescence in birds and mammals is predicted by early-life performance. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20100530.

- Pianka, E. R., & Parker, W. S. (1975). Age-specific reproductive tactics. *The American Naturalist*, 109(968), 453-464.
- Poesel, A., Kunc, H. P., Foerster, K., Johnsen, A., & Kempenaers, B. (2006). Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, 72(3), 531-538.
- Potti, J., & Montalvo, S. (1991). Male arrival and female mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Central Spain. *Ornis Scandinavica*, 45-54.
- Prince, P. A., Weimerskirch, H., Huin, N., & Rodwell, S. (1997). Molt, maturation of plumage and ageing in the Wandering Albatross. *Condor*, 58-72.
- Proulx, S. R., Day, T., & Rowe, L. (2002). Older males signal more reliably. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1507), 2291-2299.
- Radwan, J. (2003). Male age, germline mutations and the benefits of polyandry. *Ecology Letters*, 6(7), 581-586.
- Rattiste, K. (2004). Reproductive success in presenescent common gulls (*Larus canus*): the importance of the last year of life. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1552), 2059-2064.
- Reid, J. M., Bignal, E. M., Bignal, S., McCracken, D. I., & Monaghan, P. (2003). Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology*, 72(5), 765-776
- Regosin, J. V., & Pruett-Jones, S. (2001). Sexual selection and tail-length dimorphism in Scissor-tailed Flycatchers. *The Auk*, 118(1), 167-175.
- Reynolds, J. D., & Gross, M. R. (1992). Female mate preference enhances offspring growth and reproduction in a fish, *Poecilia reticulata*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 250(1327), 57-62.

Ricklefs, R. E. (1998). Evolutionary theories of aging: confirmation of a fundamental prediction, with implications for the genetic basis and evolution of life span. *The American Naturalist*, 152(1), 24-44.

Ricklefs, R. E. (2008). The evolution of senescence from a comparative perspective. *Functional Ecology*, 22(3), 379-392.

Robertson, R. J., & Rendell, W. B. (2001). A long-term study of reproductive performance in tree swallows: the influence of age and senescence on output. *Journal of Animal Ecology*, 70(6), 1014-1031.

Rohwer, S., Fretwell, S. D., & Niles, D. M. (1980). Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *The American Naturalist*, 115(3), 400-437.

Romano, A., Costanzo, A., Rubolini, D., Saino, N., & Møller, A. P. (2017). Geographical and seasonal variation in the intensity of sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 92(3), 1582-1600.

Safran, R. J., & McGraw, K. J. (2004). Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. *Behavioral Ecology*, 15(3), 455-461.

Safran, R. J., Neuman, C. R., McGraw, K. J., & Lovette, I. J. (2005). Dynamic paternity allocation as a function of male plumage color in barn swallows. *Science*, 309(5744), 2210-2212.

Safran, R. J., Vortman, Y., Jenkins, B. R., Hubbard, J. K., Wilkins, M. R., Bradley, R. J., & Lotem, A. (2016). The maintenance of phenotypic divergence through sexual selection: An experimental study in barn swallows *Hirundo rustica*. *Evolution*, 70(9), 2074-2084.

Saino, N., Primmer, C. R., Ellegren, H., & Møller, A. P. (1997). An experimental study of paternity and tail ornamentation in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Evolution*, 51(2), 562-570.

- Saino, N., Stradi, R., Ninni, P., Pini, E., & Møller, A. P. (1999). Carotenoid plasma concentration, immune profile, and plumage ornamentation of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *The American Naturalist*, 154(4), 441-448.
- Saino, N., Calza, S., Ninni, P., & Møller, A. P. (1999). Barn swallows trade survival against offspring condition and immunocompetence. *Journal of animal ecology*, 68(5), 999-1009.
- Saino, N., Ferrari, R. P., Romano, M., Rubolini, D., & Møller, A. P. (2003). Humoral immune response in relation to senescence, sex and sexual ornamentation in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Journal of evolutionary biology*, 16(6), 1127-1134.
- Saino, N., Caprioli, M., Romano, M., Boncoraglio, G., Rubolini, D., Ambrosini, R., ... & Romano, A. (2011). Antioxidant defenses predict long-term survival in a passerine bird. *PLoS One*, 6(5), e19593.
- Saino, N., Romano, M., Ambrosini, R., Rubolini, D., Boncoraglio, G., Caprioli, M., & Romano, A. (2012). Longevity and lifetime reproductive success of barn swallow offspring are predicted by their hatching date and phenotypic quality. *Journal of Animal Ecology*, 81(5), 1004-1012.
- Saino, N., Romano, M., Rubolini, D., Teplitsky, C., Ambrosini, R., Caprioli, M., ... & Wakamatsu, K. (2013). Sexual dimorphism in melanin pigmentation, feather coloration and its heritability in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *PLoS One*, 8(2), e58024.
- Service, P. M. (2000). Heterogeneity in individual mortality risk and its importance for evolutionary studies of senescence. *The American Naturalist*, 156(1), 1-13.
- Sætre, G. P., Dale, S., & Slagsvold, T. (1994). Female pied flycatchers prefer brightly coloured males. *Animal Behaviour*, 48(6), 1407-1416.
- Siefferman, L., Hill, G. E., & Dobson, F. S. (2005). Ornamental plumage coloration and condition are dependent on age in eastern bluebirds *Sialia sialis*. *Journal of Avian Biology*, 36(5), 428-435.

Schmoll, T., Mund, V., Dietrich-Bischoff, V., Winkel, W., & Lubjuhn, T. (2007). Male age predicts extrapair and total fertilization success in the socially monogamous coal tit. *Behavioral Ecology*, 18(6), 1073-1081.

Sheldon, B. C., & Ellegren, H. (1999). Sexual selection resulting from extrapair paternity in collared flycatchers. *Animal Behaviour*, 57(2), 285-298.

Shuster, S. M. (2009). Sexual selection and mating systems. *Proceedings of the national academy of sciences*, 106(Supplement 1), 10009-10016.

Smith, L. H. (1965). Changes in the tail feathers of the adolescent lyrebird. *Science*, 147(3657), 510-513.

Smith, H. G., Montgomerie, R., Pöldman, T., White, B. N., & Boag, P. T. (1991). DNA fingerprinting reveals relation between tail ornaments and cuckoldry in barn swallows, *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology*, 2(1), 90-98.

Stearns, S. C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly review of biology*, 51(1), 3-47.

Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories* (No. 575 S81).

Stearns, S. C. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87(11), 476-486.

Sundberg, J., & Larsson, C. (1994). Male coloration as an indicator of parental quality in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Animal Behaviour*, 48(4), 885-892.

Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D., Grant, P. J., & Doležal, R. (2016). *Ptáci Evropy, Severní Afriky a Blízkého východu*. Ševčík.

Tarof, S. A., Kramer, P. M., Tautin, J., & Stutchbury, B. J. (2011). Effects of known age on male paternity in a migratory songbird. *Behavioral Ecology*, 23(2), 313-321.

Torres, R., & Velando, A. (2007). Male reproductive senescence: the price of immune-induced oxidative damage on sexual attractiveness in the blue-footed booby. *Journal of Animal Ecology*, 76(6), 1161-1168.

Trivers, R. (1972). *Parental investment and sexual selection* (Vol. 136, p. 179). Cambridge: Biological Laboratories, Harvard University.

Val, E. D., Quesada, J., & Senar, J. C. (2010). Age-related differences in a carotenoid-based coloration trait are due to within-individual changes in Great Tits *Parus major*. *Ardea*, 98(2), 179-184.

van de Pol, M., & Verhulst, S. (2006). Age-dependent traits: a new statistical model to separate within-and between-individual effects. *The American Naturalist*, 167(5), 766-773.

van Doorn, G. S., Edelaar, P., & Weissing, F. J. (2009). On the origin of species by natural and sexual selection. *Science*, 1181661.

Van Noordwijk, A. J., & de Jong, G. (1986). Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, 128(1), 137-142.

Vaupel, J. W., & Yashin, A. I. (1985). Heterogeneity's ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. *The American Statistician*, 39(3), 176-185.

Vaupel, J. W., & Yashin, A. I. (1985). The deviant dynamics of death in heterogeneous populations. *Sociological methodology*, 15, 179-211.

Vedder, O., Komdeur, J., van der Velde, M., Schut, E., & Magrath, M. J. (2011). Polygyny and extra-pair paternity enhance the opportunity for sexual selection in blue tits. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65(4), 741-752.

Velando, A., Drummond, H., & Torres, R. (2006). Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1593), 1443-1448.

- Velando, A., Noguera, J. C., Drummond, H., & Torres, R. (2011). Senescent males carry premutagenic lesions in sperm. *Journal of evolutionary biology*, 24(3), 693-697.
- von Zglinicki, T. (2002). Oxidative stress shortens telomeres. *Trends in biochemical sciences*, 27(7), 339-344.
- Vleck, C. M., Haussmann, M. F., & Vleck, D. (2007). Avian senescence: underlying mechanisms. *Journal of Ornithology*, 148(2), 611-624.
- Wagner, R. H., Schug, M. D., & Morton, E. S. (1996). Condition-dependent control of paternity by female purple martins: implications for coloniality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(6), 379-389.
- Webster, M. S., Pruett-Jones, S., Westneat, D. F., & Arnold, S. J. (1995). Measuring the effects of pairing success, extra-pair copulations and mate quality on the opportunity for sexual selection. *Evolution*, 49(6), 1147-1157.
- Webster, M. S., Tarvin, K. A., Tuttle, E. M., & Pruett-Jones, S. (2007). Promiscuity drives sexual selection in a socially monogamous bird. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(9), 2205-2211.
- Weatherhead, P. J. (1995). Effects on female reproductive success of familiarity and experience among male red-winged blackbirds. *Animal Behaviour*, 49(4), 967-976.
- Weladji, R. B., Gaillard, J. M., Yoccoz, N. G., Holand, Ø., Mysterud, A., Loison, A., ... & Stenseth, N. C. (2006). Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1591), 1239-1244.
- Williams, G. C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *evolution*, 11(4), 398-411.
- Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, 100(916), 687-690.

Wilkins, M. R., Karaardıç, H., Vortman, Y., Parchman, T. L., Albrecht, T., Petrželková, A., ... & Safran, R. J. (2016). Phenotypic differentiation is associated with divergent sexual selection among closely related barn swallow populations. *Journal of evolutionary biology*, 29(12), 2410-2421.

Whittingham, L. A., & Lifjeld, J. T. (1995). Extra-pair fertilizations increase the opportunity for sexual selection in the monogamous house martin *Delichon urbica*. *Journal of Avian Biology*, 283-288.

Whittingham, L. A., & Dunn, P. O. (2005). Effects of extra-pair and within-pair reproductive success on the opportunity for selection in birds. *Behavioral Ecology*, 16(1), 138-144.

Zahavi, A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, 53(1), 205-214.

Zahavi, A. (1977). The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of theoretical Biology*, 67(3), 603-605.